Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica
Volumen XIX, Nº 1-2 (Julio 1980), págs. 157-202

ESTUDIO ANATOMICO DE LA VEGETACION DE LA PUNA DE JUJUY. II. ANATOMIA DE LAS PLANTAS EN COJIN

Por ELENA ANCIBOR [1]

SUMMARY

External morphology and internal structures were compared in a group of 14 ssp. of cushion-plants from the Puna of Jujuy (NW Argentina). Material was collected and field observations were made by the author.

The selected group of plants is composed of species from 9 genera of 7 different families. Their life-forms comprise from compacted, half-spherical cushions, as *Azorella compacta*, to flat, lax, rhizomatous cushions, as *Werneria aretioides*. The morphological characters were rather uniform with extreme shortening of internodes and reduction of leaves. The root-system varied from profusely branched, principal, contractile root, to densely matted adventitious roots, as observed in adult specimens of *Anthobryum triandrum* and *Pycnophyllum molle*, respectively.

The internal structure is less uniform and difficult to compare. The main lines of adaptation seem to be directed to oppose a strong radiation, low temperatures and wind, more than a deficit of water itself.

The common features observed were: external protection of stomata by folds of cuticle, special structures of leaves and hair cover, early formation of periderm in shoots and roots; the presence of secreting structures and the dense chlorenchyma in leaves.

A curious and rather contradictory character was the presence of aerenchymatous parenchyma in stems and roots and living papillae in leaf-epidermis in some of specimens that were studied.

INTRODUCCION

El tema del presente trabajo surgió durante los viajes de estudio y recolección a la Puna de Jujuy (NO de la Rep. Argentina) realiza-

[1] Cátedra de Anatomía Vegetal, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pabellón II, 4º piso, Ciudad Universitaria, Núñez, 1428. La mayor parte del trabajo fue realizado por la autora, en la Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía de Buenos Aires. Trabajo realizado con el subsidio del Fondo de Investigaciones de la Universidad de Buenos Aires.

[2] Estas dos especies son denominadas en el trabajo de la Dra. B. Ruthsatz como *Junellia minima* y *J. pygmaea*.

Aceptado para su publicación: 28-V-1979.

dos por la autora. El altiplano jujeño, con los cordones montañosos y los macizos aislados que se levantan por sobre su nivel, es un paisaje abierto con una vegetación que rara vez cubre totalmente el suelo (Ruthsatz, 1974; Ruthsatz y Movia, 1975). Los cojines que forman generalmente comunidades definidas y en superficies limitadas constituyen un componente característico y dominante. Llegan a representar hasta un 70-80 % de la vegetación del área. Las manchas verde vivo, gris-verdoso o casi blanco de los cojines, se destacan nítidamente sobre el fondo de piedras y rocas sueltas o se confunden en un complejo mosaico entre la sal y la tierra húmeda de los bordes de las salinas.

La curiosa forma biológica de estas plantas motivó el estudio comparativo de sus estructuras. El grupo elegido para el presente trabajo incluye especies pertenecientes a siete familias de Dicotiledóneas y abarca los nueve géneros y catorce especies que se enumeran a continuación:

Salicornia pulvinata R. E. Fries (Chenopodiaceae).
Pycnophyllum molle Remy (Cariophyllaceae).
P. mucronatum Mattf. (Cariophyllaceae).
Oxalis exigua Phil. (Oxalidaceae).
Anthobryum triandrum (Remy) Surgis (Frankeniaceae).
Azorella compacta Phil. (Umbelliferae).
Verbena minima Meyer (Verbenaceae). } 2
Verbena pygmaea R. E. Fries (Verbenaceae). }
Werneria pseudodigitata Rockl. (Compositae).
W. poposa Phil. (Compositae)
W. aretioides Wedd. (Compositae).
Senecio humillimus Schultz et Bip. (Compositae).
S. algens Wedd. (Compositae).
Belloa schultzii (Wedd.) Cabr. (Compositae).

En el mundo, las plantas en cojín son típicas de las zonas áridas, montañosas o no, de todos los continentes. El mayor número de las especies se encuentra en América Latina, entre los Andes, la Patagonia y las Islas australes. El segundo lugar lo ocupa el altiplano de Pamir en Asia y el resto se distribuye entre Europa, Africa y América del Norte.

Los trabajos que se refieren a las plantas en cojín, y que estudian sus formas y características ecológicas son, entre otros, los de Hauri (1917) y Hauri und Schrötter (1914); Rauh (1939); Zalenski (1948); Staniukovich (1948); Sveshnikova (1956), y Kultiasov (1962).

Se vinculó siempre a las plantas en cojín con las floras de las regiones áridas y se consideró a dicha forma biológica como un ejemplo típico de las mismas. Existe una amplia literatura que reseña los caracteres generales xeromorfos de los vegetales y discute

el fenómeno de su aparición, sus posibles causas, su significado evolutivo y hasta su terminología (Bonnier, 1895; Volkens, 1854; Philippot, 1938; Barghorn, 1941; Shields, 1950-51-54-61; Fahn, 1967; Small, 1973; Seddon, 1974).

Los cojines estudiados son plantas perennes y de hojas persistentes. Pertenecen a la categoría de caméfitas, según la clasificación de Raunkiaer (1934). Su forma exterior varía desde la semiesférica hasta la chata y también cojín-césped, pero en todos los casos se trata de cojines-individuos, o sea una estructura vegetal formada por las ramificaciones más o menos profusas de una sola planta. Se han descartado los conglomerados o colonias de individuos, aunque esta distinción es bastante difícil de establecer (Heilborn, 1925), ya que se observó la coalescencia de varios cojines cercanos de *Azorella*, *Verbena* y *Anthobryum*.

En la Puna de Jujuy los cojines se hallan distribuidos entre las regiones fitogeográficas puneña y altoandina (Cabrera, 1957-71). Su presencia depende de la altitud, así, no se encuentra ninguna de las especies estudiadas por debajo de 3.400 m s.m. y el límite superior coincide con la línea de las nieves, lo que equivale en la zona a 5.000-5.100 m s.m.

Los lugares de vida de las especies estudiadas se diferencian a menudo tanto desde el punto de vista edáfico como microclimático. Sin embargo todas ellas se hallan sometidas a una serie de condiciones externas que comprenden heladas nocturnas, vientos fuertes, intensa radiación durante gran parte del año y escasas precipitaciones limitadas al verano.

El excelente estudio de las condiciones microclimáticas y edáficas de la región fue realizado paralelamente a este trabajo por la Dra. B. Ruthsatz de la Universidad de Göttingen, Alemania (en prensa). La autora llega a una conclusión general: el medio donde crecen los cojines es muy árido y el suelo excesivamente pobre en materia orgánica. También hace notar que la región presenta una serie de características locales como vegas, "tomas de agua",[1] laderas protegidas de los vientos fríos, etc. Los cojines en particular parecen aprovechar estas condiciones ecológicas especiales y así sobreviven activos durante todas las estaciones del año.

El porqué del hábito de las plantas en cojín sigue siendo hasta ahora, en cierta forma, una incógnita de la botánica. Generalmente se explica la aparición de la forma pulvinada en tantas familias diferentes, por la adaptación convergente (Hauri, 1917). Se llegó a comprobar, mediante cultivos experimentales, que los cojines propiamente dichos tienen este carácter determinado genéticamente y no varían de forma con un cambio drástico del medio ambiente; pero al mismo

[1] Lugar muy alto, rocoso, con agua infiltrada y congelada, donde se introducen las tuberías y se extrae el agua que se descongela paulatinamente por la presión y la temperatura.

tiempo sobreviven con dificultad a este cambio. Autores como Rauh (1939), Stocker (1960), Böcher und Lyshede (1971), y otros, dan una mayor incidencia a la organización interna y a la plasticidad de los vegetales, como requisito principal para sobrellevar con éxito la adversidad del medio, siendo diferente en cada especie, el camino que lleva a un equilibrio positivo con el ambiente.

El propósito del presente trabajo es de destacar los caracteres comunes en este grupo taxonómicamente heterogéneo de plantas. Dichos caracteres pueden agruparse por orden de importancia en:

1) caracteres xeromorfos;
2) caracteres aparentemente contradictorios con el medio.

MATERIAL Y METODOS

Para las observaciones de laboratorio se usó material fresco, fijado en FAA (Formol, alcohol, ácido acético), material de herbario previamente hidratado.

Se hicieron los cortes transversales y longitudinales de raíz y tallo en distintos estados de desarrollo.

En la hoja se realizaron cortes transversales en su 1/3 distal y cortes seriados desde la base hasta el extremo distal.

Se diafanizó el material de hoja por el método de Strittmatter (1973).

Se disoció el xilema por el método de Boodle (1916).

Las coloraciones usadas han sido: safranina diluida; safranina fast green y ácido tánico-azul de resorcina.

Todos los dibujos fueron hechos por la autora con cámara clara de lupa y microscopio y se usaron los signos convencionales de Metcalfe y Chalk (1950), para representar a los tejidos en los esquemas.

Las observaciones de las superficies foliares y los caracteres del xilema se efectuaron con el microscopio electrónico de barrido.[2]

Se calculó la densidad media de los estomas por unidad de superficie y se estableció el largo y el diámetro medio de los elementos vasales (tabla 1).

La notación y la comparación de los caracteres se hizo según el método de Cutler (publicado por la Cátedra de Botánica de la Fac. de Agr. Bs. As., 1976).

Las observaciones se describieron en forma de breves diagnosis y se discutieron al final los resultados obtenidos.

Los preparados definitivos de la mayoría de los materiales estudiados se guardan en la Histoteca de la Cátedra de Botánica —Facul-

[2] Se agradecen muy especialmente los servicios de Microscopia Electrónica de Barrido del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la República Argentina.

TABLA 1

ESPECIE	Densidad de los estomas por mm² en epidermis		Medidas de los elementos vasales en tallo y raíz			
				Longitud		
	adx	abx	Diámetro 1/2	mín.	máx.	media
Salicornia pulvinata	200	190	21	30	170	89
Pycnophyllum molle	400	0	21	42	110	71
Pycnophyllum mucronatum	450	0	18	71	130	78
Oxalis exigua	350	160	14	76	153	119
Anthobryum triandrum	0	500	15	68	136	118
Azorella compacta	450	400	13	68	272	201
Verbena minima	400	200	17	136	270	200
Verbena pygmaea	130	350	17	132	289	184
Werneria pseudodigitata	220	170	17	68	153	127
Werneria poposa	330	210	19	85	238	148
Werneria aretioides	240	230	13	136	209	171
Senecio humillimus	300	300	18	110	181	147
Senecio algens	300	300	15	110	192	152
Belloa schultzii	630	650	6	51	170	78

tad de Agronomía— UBA, asimismo algunos se hallan en la Histoteca de Jodrell Laboratory Kew (Inglaterra).

Abreviaturas usadas:

adx	=	adaxial
abx	=	abaxial
hv	=	haz vascular
Xl	=	xilema
hvs	=	haces vasculares
C.T.	=	corte transversal
C.L.	=	corte longitudinal
Fl	=	floema

MATERIAL ESTUDIADO

Salicornia pulvinata. Jujuy, Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, camino a Coranzulí, 4.030 m s.m., Ancibor, Ruthsatz 55, MC (BAA) 2098; Dep. Cochinoca, camino a Abra Pampa, borde de Salinas Grandes, 3.400 m s.m., Ancibor, Ruthsatz 68, MC (BAA) 2120; 69, MC (BAA) 2121; Dep. Humahuaca, Tres Cruces, borde río Grande, 3.700 m s.m., Ancibor, Ruthsatz 78; Salta, Dep. Rosario de Lerma, Diego de Almagro; Cabrera 10611; Dep. Poma, Cangrejillos 3.500 m s.m., Salinas Grandes, Cabrera 8817.

Pycnophyllum molle. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Toma de agua de Veta, 4.700 m s.m., Ancibor, Mujica, 7, MC (BAA) 1963; Ancibor, Ruthsatz 79, MC (BAA) 2131; Dep. Valle Grande, Caspala, cumbres, Burkart, Troncoso 11878; Dep. Susques, Cerro Tuzcle 4.700 m s.m., Cabrera 8539; Dep. Humahuaca, Cerro Soledad, 3.500 m s.m., Venturi LP 029499; Dep. Yavi, Abra de Cajas, 4.400 m s.m., Cabrera et al. 17563.

Pycnophyllum mucronatum. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Veta, 4.450 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 39, MC (BAA) 2083; Dep. Humahuaca, abra camino a Río Despensas, 4.300 m s.m., Ancibor, Ruthsatz 42, MC (BAA) 2086; Dep. Rinconada, camino a Mina Pirquitas, Veta, 4.900 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 49, MC (BAA) 2092; Dep. Tumbaya, Abra de Pives, 4.000 m s.m., Ruthsatz 124/3; Dep. Susques, abra entre Susques y Coranzulí, 4.430 m s.m., Ruthsatz 228/2; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, 4.300 m s.m., Schwabe, Ancibor, Viznis 898; Dep. Rinconada, Laguna Vilama, 4.600 m s.m., Schwabe, Ancibor, Vizinis 973.

Oxalis exiqua. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Toma de agua de Molino, 4.200 m s.m., Ancibor, Mujica, 23, MC (BAA) 1979; Mina Aguilar, Veta, entre 4º y 5º nivel, 4.500 m s.m., Ancibor, Mujica, 29, MC (BAA) 1985; Mina Aguilar, Toma de agua de Veta, 5.000 m s.m., Ancibor, Ruthsatz 44, MC (BAA) 2088; 46, MC (BAA) 2090; Mina Aguilar, Mina Oriental, 4.800 m s.m., Ruthsatz 385/6; Dep. Humahuaca, Cerro alto de Mina al 0 de Hualcalera, 4.300 m s.m., Werner 591; Salta, Dep. San Antonio de los Cobres, Alto de Chorrillos, 4.600 m s.m., 27-149, Cabrera, Schwabe 137.

Anthobryum triandrum. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Veta, entre 4º y 5º nivel, 4.500 m s.m., Ancibor, Mujica, 28, MC (BAA) 1984; Dep. Cochinoca, camino a Quiaca, Puesto de Márquez, 3.500 m s.m., Ancibor, Mujica 37, MC (BAA) 1991; Dep. Rinconada, camino a Mina Pan de Azúcar, 3.750 m s.m., Mujica, 38, MC (BAA) 1994; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, camino a Veta, 4.900 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 50, MC (BAA) 2093; Dep. Tumbaya, camino a San Antonio de los Cobres a 20 Km de Tres Morros, Ancibor, Ruthsatz, 64, MC (BAA) 2116; Dep. Tumbaya, camino a San Antonio de los Cobres a 20 Km de Tres Morros, Ancibor, Ruthsatz, 64, MC (BAA) 2116; Dep. Susques, camino de Coranzulí a Rachaite, Ancibor, Ruthsatz 73, MC (BAA) 2125; Dep. Susques, Alto Chorrillos, 4.600 m s.m., Cabrera 22524; Dep. Humahuaca, Esquinas Blancas, 3.500 m s.m., Cabrera et al, 15232; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, 4.500 m s.m., Ancibor, Vizinis 723.

Azorella compacta. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Molino, 4.050 m s.m., Ancibor, Mujica, 3, MC (BAA) 1959; Mina Aguilar, toma de Agua Veta, 4.700 m s.m., Ancibor, Mujica, 10, MC (BAA) 1966; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, camino a Veta, 4.900 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 52, MC (BAA) 2095; Dep. Humahuaca, Río Despensas, 4.250 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 71, MC (BAA) 2123; Dep. Cochinoca, Abra Pampa, Cerro Huancar, Cabrera et al. 15246.

Verbena minima. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Molino, 3.990 m s.m., Ancibor, Mujica, 1, MC (BAA) 1957; Dep. Rinconada, camino Rinconada - Abra Pampa, 3.400 m s.m., Ruthsatz 238/1; Dep. Yavi, Quebrada de Cajas, 3.700 m s.m., Cabrera et al. 17536; Cajas, 35 estaf. of La Quiaca, 3.900 m s.m., Cabrera et al. 17536; Cajas, 35 estaf. of la Quica, 3.900 m s.m., Hjerting, Petersen, Rahn 144.

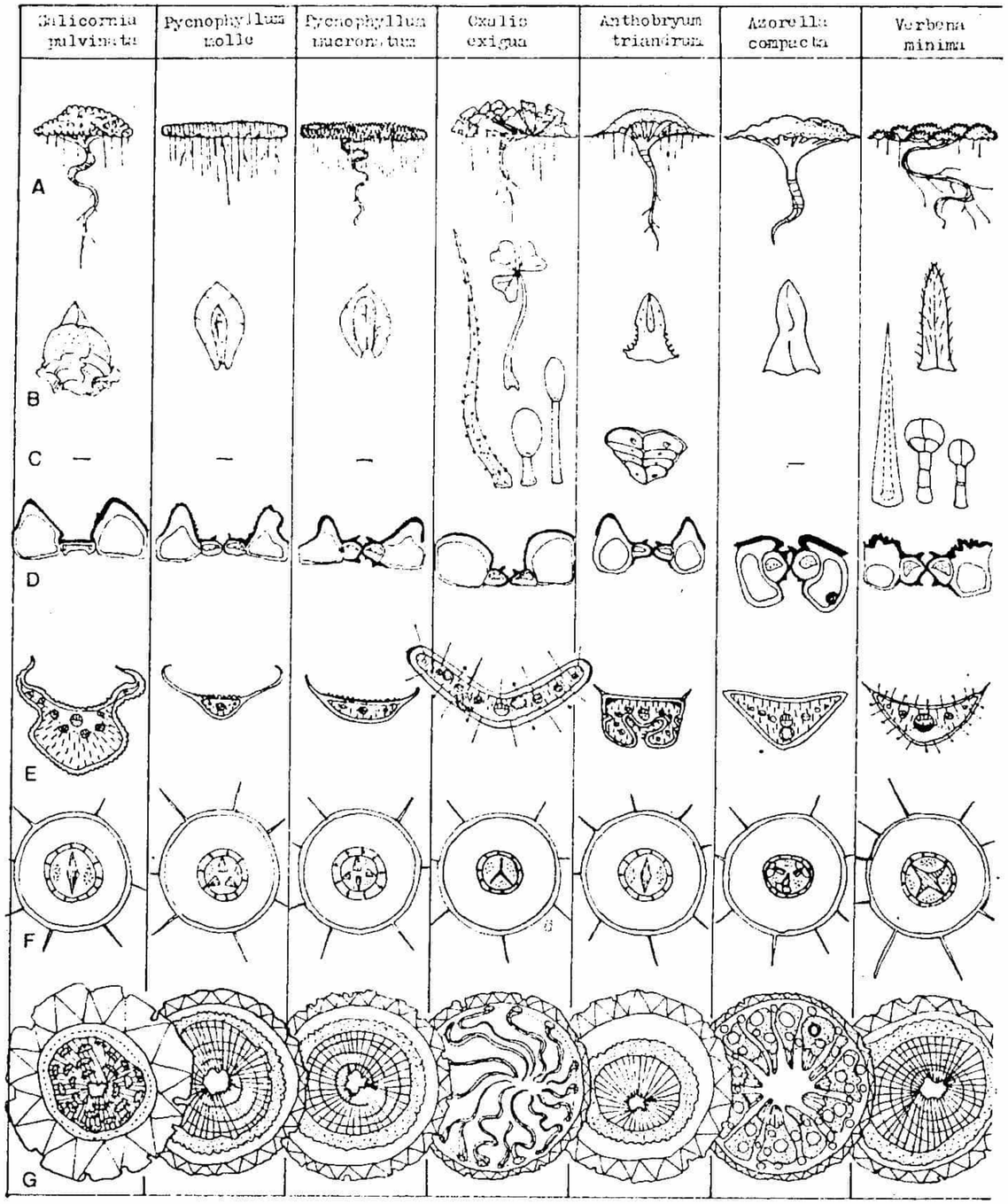
Verbena pygmaea. Jujuy, Dep. Rinconada, camino a Mina Pirquitas, Abra de Fundiciones, 4.400 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 48, MC (BAA) 2091; Mina Pirquitas, camino a Veta, 4.900 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 51, MC (BAA) 2094; Dep. Yavi, Cajas 35 Km al este de La Quiaca, 3.900 m s.m., Hjerting, Petersen, Rahn 145; Dep. Susques, Río Rosario, 4.100 m s.m., Ruthsatz 227/1; Dep. Humahuaca, abra, camino a río Despensas, 4.200 m s.m., Ruthsatz 273/1; Salta, Dep. San Antonio de los Cobres, abra de Chorrillos, 4.500 m s.m., Cabrera, Schwabe 127; Alto de Chorrillos, 4.300 m s.m., Cabrera 8270.

Werneria pseudodigitata. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, toma de agua Veta, 4.700 m s.m., Ancibor, Mujica, 5, MC (BAA) 1961; Dep. Capital, Nevado de Chañi, 4.200 m s.m., Fabris, Cano, Tello, 4036.

*Werneria poposa*s Jujuy, Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, borde del río Ajedrez, 4.000 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 54, MC (BAA) 2097; Dep. Susques, Cerro Tuzcle, 4.300 m s.m., Ruthastz 207/2; Dep. Rinconada, alrededor laguna Vilama, 4.600 m s.m., Schwabe, Ancibor, Vizinis, 1061.

Werneria aretioides. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, toma de agua Veta, 4.400 m s.m., Ancibor, Mujica, 11, MC (BAA) 1967; Abra Aguilar, 4.930 m s.m., Ruthsatz 487/5; Dep. Susques, planicie al SE del cerro Tuzcle, 4.450 m s.m., Werner 156; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, 4.300 m s.m., Schwabe, Ancibor, Vizinis, 904.

Senecio humillimus. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Quebrada de Mina Oriental, 4.000 m s.m., Ancibor, Mujica, 33, MC (BAA) 1989; Mina Aguilar, nivel 1, 4.800 m s.m., Cabrera, Frangi, 20684; Dep. Tilcara, Alto de la Laguna Negra, 4.100 m s.m., Cabrera, Hernández, 13979; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, 4.300 m s.m., Schwabe, Ancibor, Vizinis, 765.



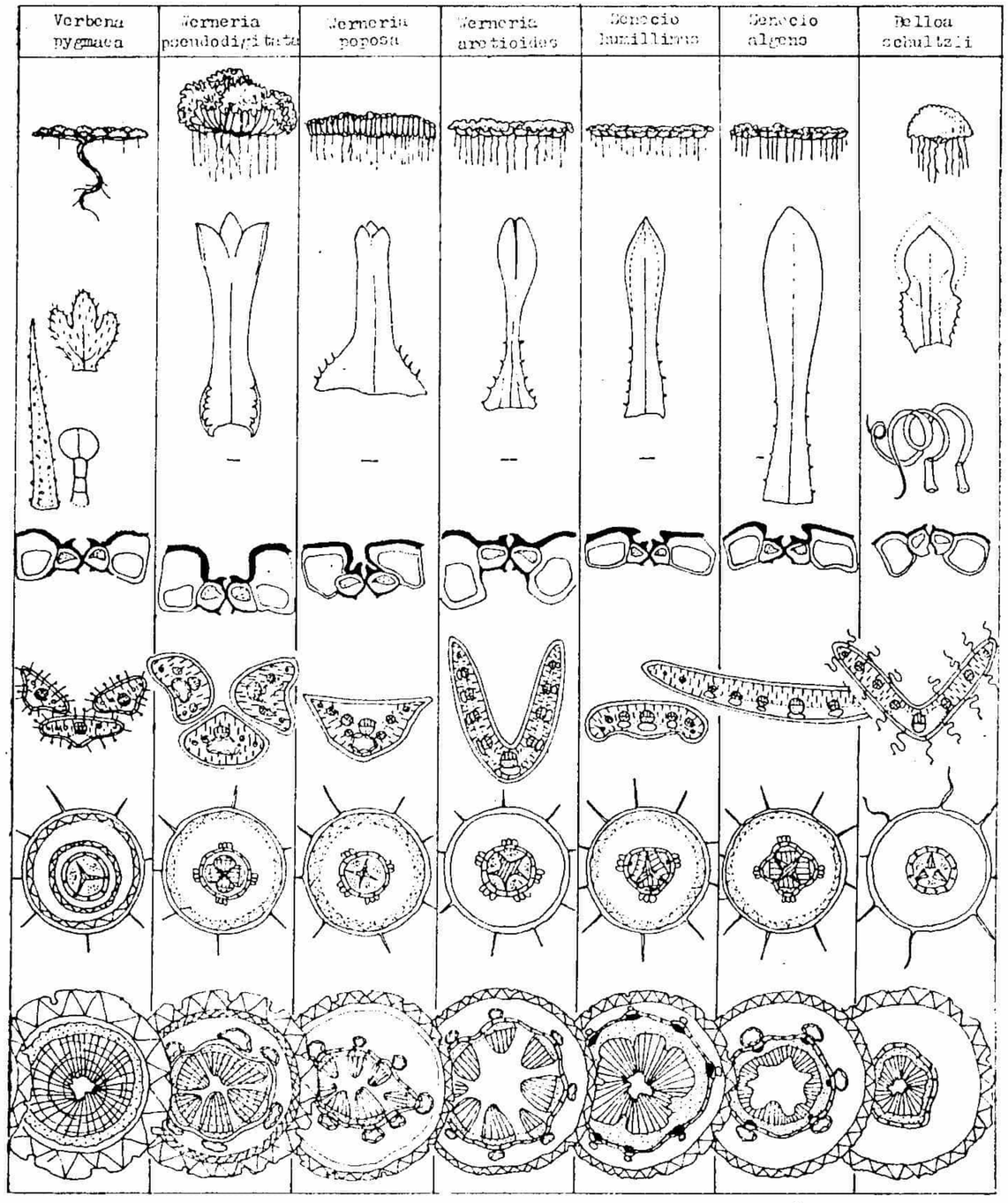
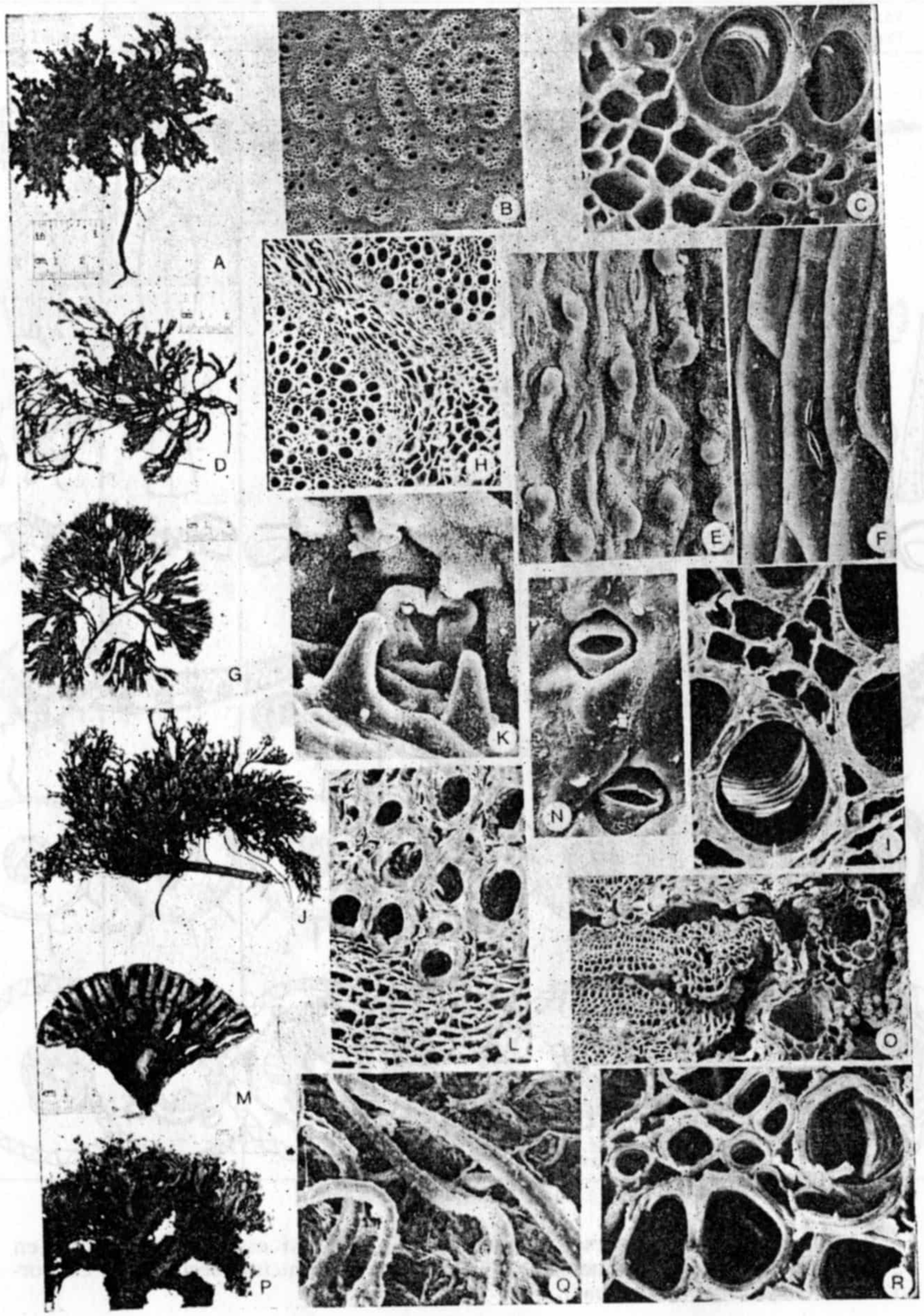


FIG. 1. — *Esquemas comparativos* de los principales caracteres observados; A, aspecto externo del cojín (esquemas); B, aspecto externo de la hoja; C, pelos simples y glandulares; D, estoma en corte transversal de la hoja; E, hoja en corte transversal (esquemas); F, raíz con estructura primaria en corte transversal (esquemas); G, tallo con crecimiento secundario en corte transversal (esquemas).



Senecio algens. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, Toma de agua Veta, 4.700 m s.m., Ancibor, Mujica Nº 6, MC (BAA) 1962.

Belloa schultzii. Jujuy, Dep. Humahuaca, Mina Aguilar, toma de agua Veta, 4.600 m s.m., Ancibor, Ruthsatz, 59, MC (BAA) 2111; 60, MC (BAA) 2112; 77, 45, MC (BAA) 2089; Mina Oriental, 4.700 m s.m., Ruthsatz, 390/3; Dep. Rinconada, Mina Pirquitas, 4.300 m s.m., entre la Veta y la Quebrada Cortaderia, Schwabe, Ancibor, Vizinis 902; Dep. Susques, Laderas del cerro Tuzcle, 4.550 m s.m., Werner, 179.

OBSERVACIONES

Salicornia pulvinata. R. E. Fries. Chenopodiaceae.

Vive entre 3.400-4.030 m s.m. en los bordes de las salinas, en suelos húmedos, saturados de agua salada a menudo con finas capas de Cianoficeas a pocos centímetros de la superficie del suelo. La vegetación forma costras y manchas discontinuas. Plantas vecinas: *Anthobryum triandrum, Distichlis sp.*

Morfología

Cojines semiesféricos bajos (fig. 1, A) de color verde amarillento, a veces algo rojizo, por la presencia de antocíanos en los tejidos de las hojas. De superficie inerme, compacta, húmeda, en parte cubierta de tierra y sal; de 19 a 28 cm de diámetro y 1 a 3 cm de altura sobre el suelo. Ramificación simpodial densa. Ramas terminales de largo aproximadamente igual (Lám. 1, A) recubiertas en su porción inferior por hojas muertas persistentes. Hojas muy pequeñas (fig. 1, B), de 1 a 1,8 mm de largo y 0,5 a 1 mm de ancho, opuestas, sésiles, glabras, de bases anchamente envainadoras y parcialmente soldadas (fig. 2, C y D). Rosetas terminales densas, cilíndricas (fig. 2, A y B). Raíz principal gruesa, ramificada, algo contráctil de 15

LÁM. 1. — Aspectos externos de las plantas y observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB). A-C, *Salicornia pulvinata*: A, aspecto externo de la planta; B, raíz con estructura anómala en CT, × 30; C, detalle del Xl y Fl, × 300; D-F, *Pycnophyllum mucronatum*: D, aspecto externo de una rama; E, epidermis adx, × 300; F, epidermis abx, × 300; C-I, *P. molle*: F, aspecto externo de una rama; H, CT de la raíz con varias estelas, × 50; I, detalle del Xl de la raíz en CT, × 300; J-L, *Anthobryum triandrum*: J, aspecto externo de una rama; K, epidermis abx con papilas y glándula de sal, × 300; porción del tallo en CT, × 200; M-O, *Azorella compacta*: M, aspecto externo de una rama; N, epidermis abx y adx, con estomas, × 150; O, porción de tallo con canales secretores en CT, × 40; P-R, *Oxalis exigua*: P, aspecto externo de una rama; Q, epidermis abx × adx con pelos y estomas, × 200; R, porción de tallo en CT, × 300.

a 25 cm de largo, raíces adventicias, escasas y finas en ramificaciones del cojín.

Anatomía

Hoja, en vista superficial: Epidermis de células vesiculosas, isodiamétricas, de contorno recto, semejantes en ambas epidermis. Cutícula lisa. Estomas paracíticos orientados en forma perpendicular al eje de la hoja (fig. 2, F), (tabla 1). Vascularización, un nervio medio que se ramifica en densa red hacia el extremo distal de la hoja, con aréolas pequeñas y cortas terminaciones libres (fig. 2, E). Ramas laterales algo decurrentes. Tejido mecánico especial de células aisladas entre el mesófilo, desde la base foliar hasta la porción media de la hoja, formado por dos tipos de células; grandes de paredes finas, y menores de paredes engrosadas y puntuaciones simples. Cristales, solitarios, tetraédricos de Oxalato de Calcio, en epidermis y mesófilo.

Hoja en CT: Epidermis uniestratificada vesiculosa. Cutícula fina y lisa. Estomas a nivel de las células epidérmicas (fig. 1, D). Mesófilo en la mitad distal de la hoja de estructura dorsiventral inversa, debido a la posición adpresa de la hoja en la roseta, quedando el clorénquima en empalizada del lado abx (fig. 1, E), y el parénquima incoloro del lado adx (fig. 2, A). Haces vasculares colaterales en dos hileras sin inversión; hoja sin estructura Kranz. Elementos vasales escasos, de contorno circular; células especiales del tejido mecánico más numerosas cerca de la base foliar (fig. 2, E). Cristales, algunos en el mesófilo, y en la epidermis.

Tallo con estructura primaria, en CT: Disposición de cuatro haces vasculares en un ciclo, escaso parénquima medular y cortical. Cristales de oxalato de calcio en células del parénquima.

Tallo con estructura secundaria, en CT: Súber muy precoz, de células grandes y paredes finas y en tallo de más edad, voluminoso y quebrado. Felógeno de origen subepidérmico. Felodermis, de muchas capas de células ordenadas radialmente. Cambium primero en un anillo, luego formándose nuevas zonas meristemáticas en la periferia del floema resultando una estructura anómala. Los Hvs secundarios son el resultado de la actividad de los sucesivos cambiumes, se hallan acompañados de fibras y de parénquima y se disponen en forma de una espiral (fig. 1, G). Zona periférica del complejo cilindro vascular corresponde al parénquima floemático poco diferenciado, con células ordenadas en forma radial. Esta zona da origen al siguiente cambium vascular. Drusas o masas de cristales pequeños de Oxalato de Calcio se ven en células del parénquima.

Raíz con estructura primaria en CT: Número de los grupos de xilema varía entre dos y tres. Rizodermis de células grandes con numerosos pelos absorbentes largos. Parénquima cortical en dos

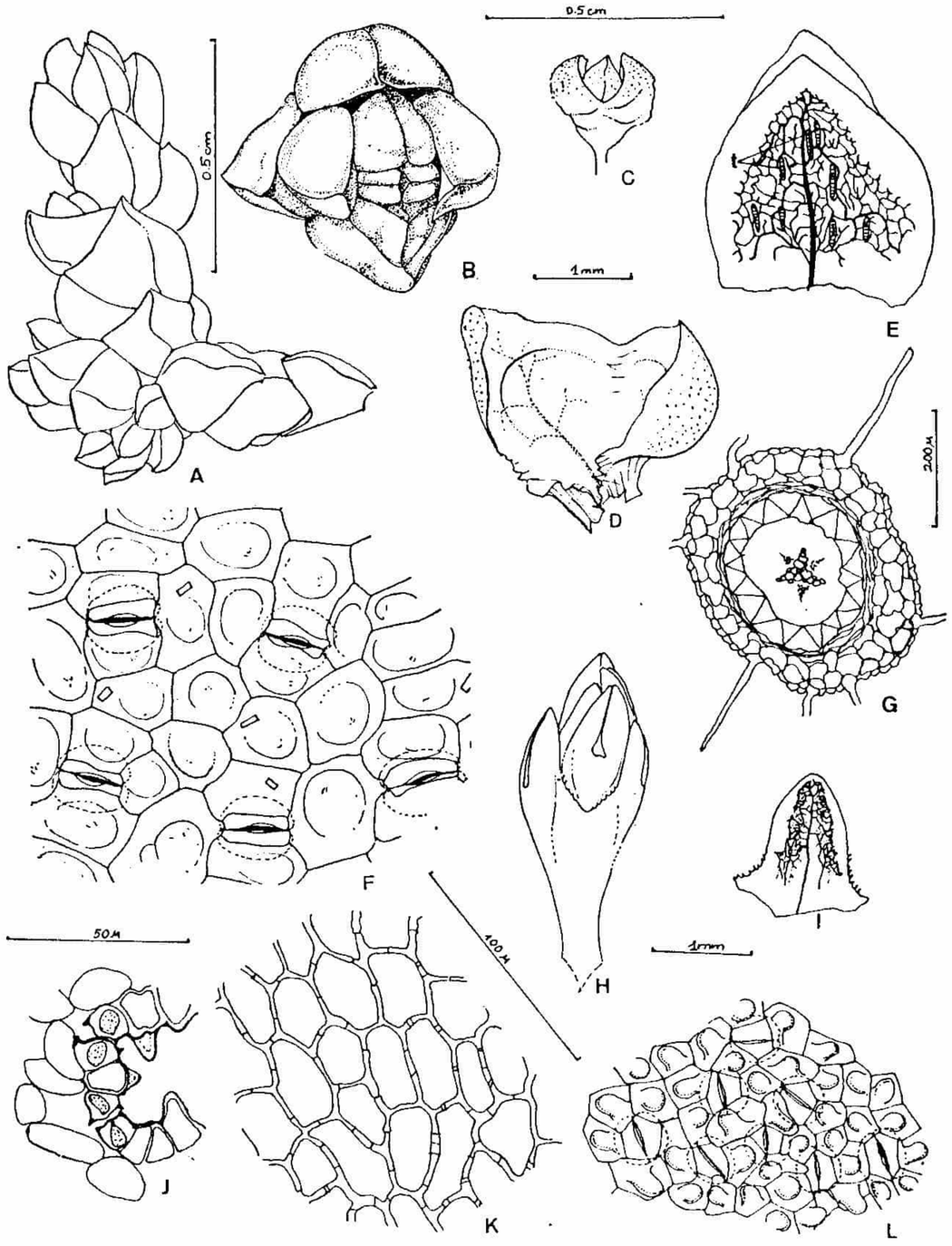


FIG. 2. — *A.G, Salicornia pulvinata*: A, aspecto externo de la terminación de una rama; B, roseta foliar, vista superior; C, roseta foliar, vista lateral; D, par de hojas; E, vascularización de la hoja; F, epidermis adx = abx vesiculosa con estomas y cristales de oxalato de calcio; G, raíz con incipiente estructura secundaria en corte transversal; H-L, *Anthobryum triandrum*: H, roseta foliar terminal en vista lateral; I, vascularización de la hoja; J, epidermis abx en corte transversal; K, epidermis adx; L, epidermis abx papilosa; t, traqueidas foliares.

zonas: periférica de células amplias; interior con células pequeñas. Endodermis, con refringentes bandas de Caspary (fig. 1,).

Raíz con estructura secundaria en CT: Felógeno, de origen pericíclico. Cambiumes sucesivos forman una estructura anómala semejante a la del tallo (Lám. 1, y B, C). Elementos de vaso, tanto en la raíz como en el tallo, son cortos de diámetro relativamente grande, punteados y con engrosamientos reticulados (fig. 8, A, B, C, y Lám. 1, C) (tabla 1). Elementos de tubo criboso, con placas cribosas simples. Fibras en el xilema, cortas de paredes algo engrosadas y puntuaciones simples (fig. 8, A, a).

Pycnophyllum molle Remy y **P. mucronatum** Mattf. Cariophyllaceae

Caracteres morfológicos comunes a las dos especies

Viven entre 3.800 y 5.000 m s.m., en suelo arenoso pedregoso. Cojines chatos, densos (fig. 1, A). Ramificación simpodial (Lám. 1, D, G). Ramas con hojas muertas persistentes; rosetas terminales cilíndricas de hojas estrechamente imbricadas (fig. 3, A, H), muy pequeñas, sésiles, carenadas, escamiformes (fig. 1, B) de bases brevemente soldadas. Superficie glabra, borde entero, liso. La porción fotosintetizante central, espatuliforme, muy reducida (fig. 3, B, C y M), alas traslúcidas. Raíz principal de poco diámetro, sólo ocasionalmente observada en el ejemplar adulto, retorcida sobre sí misma de 30-60 cm de largo, poco ramificada. Raíces adventicias finamente ramificadas en densa cabellera de 8-15 cm de largo en ramas del tallo (fig. 1, A).

Caracteres específicos

P. Molle: Vive de 4.400-5.080 m s.m. al pie de piedras y rocas, formando círculos y semicírculos en pendientes pronunciadas y abras. Plantas vecinas: *Azorella compacta, Belloa schultzii, Oxalis exigua, Werneria pseudodigitata*, Gramíneas.

Cojín de superficie suave, color blanco amarillento de 20-80 cm de diámetro y de 2-3,5 cm por sobre la superficie del suelo. Rosetas terminales cilíndricas muy lisas (fig. 3, A y D) con brillo sedoso. Hojas carenadas de 0,5 a 1 mm de largo por 0,5 mm de ancho. Alas foliares anchas traslúcidas (fig. 3, C).

P. mucronatum: Vive de 3.800-4.900 m s.m. en suelo algo calcáreo, en laderas y abras. Plantas vecinas: *Verbena minima, Azorella compacta, Werneria pseudodigitata.* Gramíneas.

Cojín de superficie algo áspera de 20-50 cm de diámetro y de 2,5 a 4,5 cm de altura sobre la superficie del suelo. Color verde amarillento claro. Rosetas terminales cuadrangulares, retorcidas en tirabuzón (fig. 3, H, I). Hojas muy carenadas (fig. 3, 7, K, L) de 1-1,5

cm de largo y 0,5-1 cm de ancho. Porción fotosintetizante central más ancha y alas más angostas que en la especie anterior.

Anatomía: En ambas especies es muy similar: Hoja, en vista superficial: Epidermis adx de la porción central fotosintetizante: células cortas de contorno sinuoso, con papilas esféricas prominentes

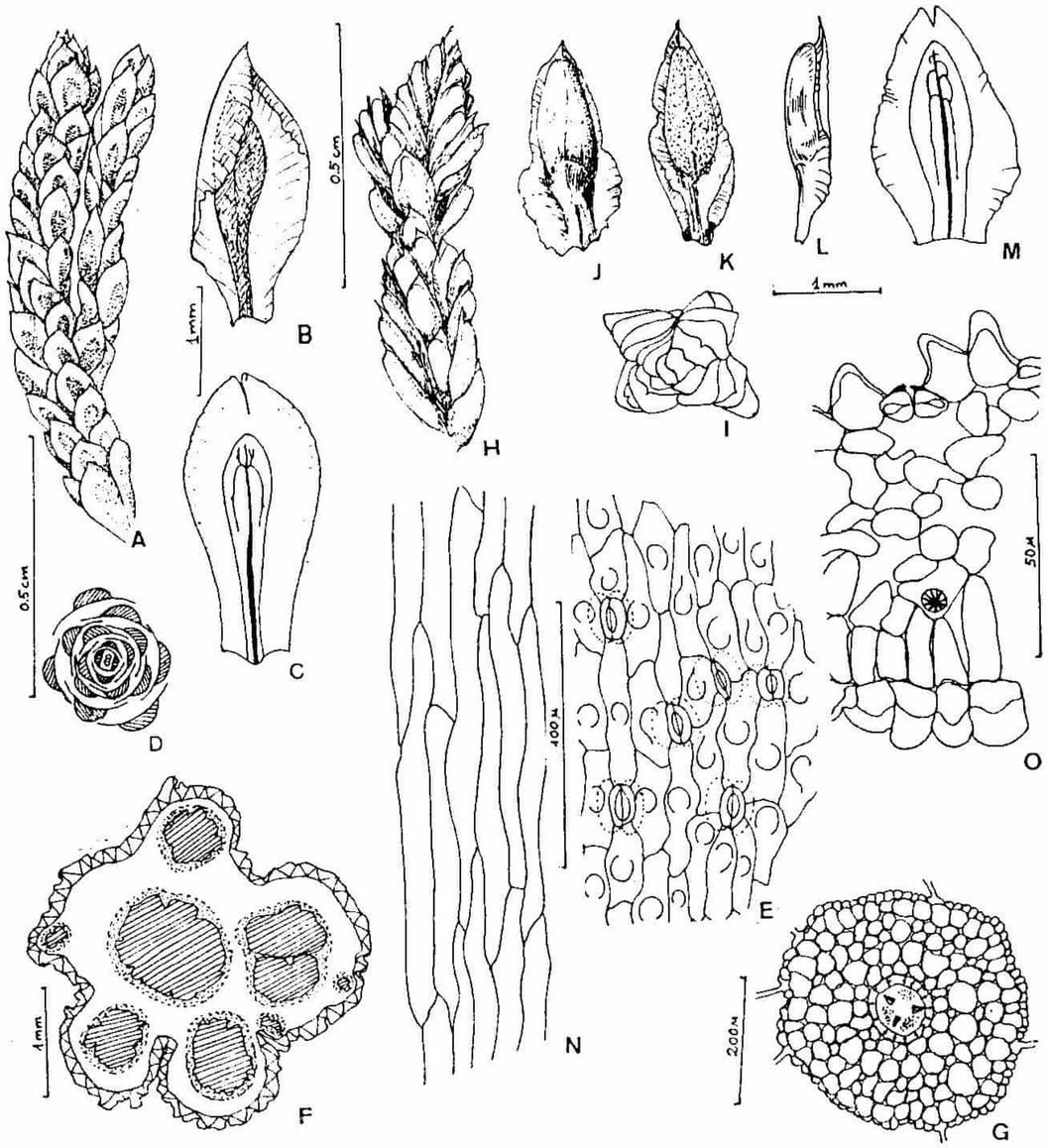
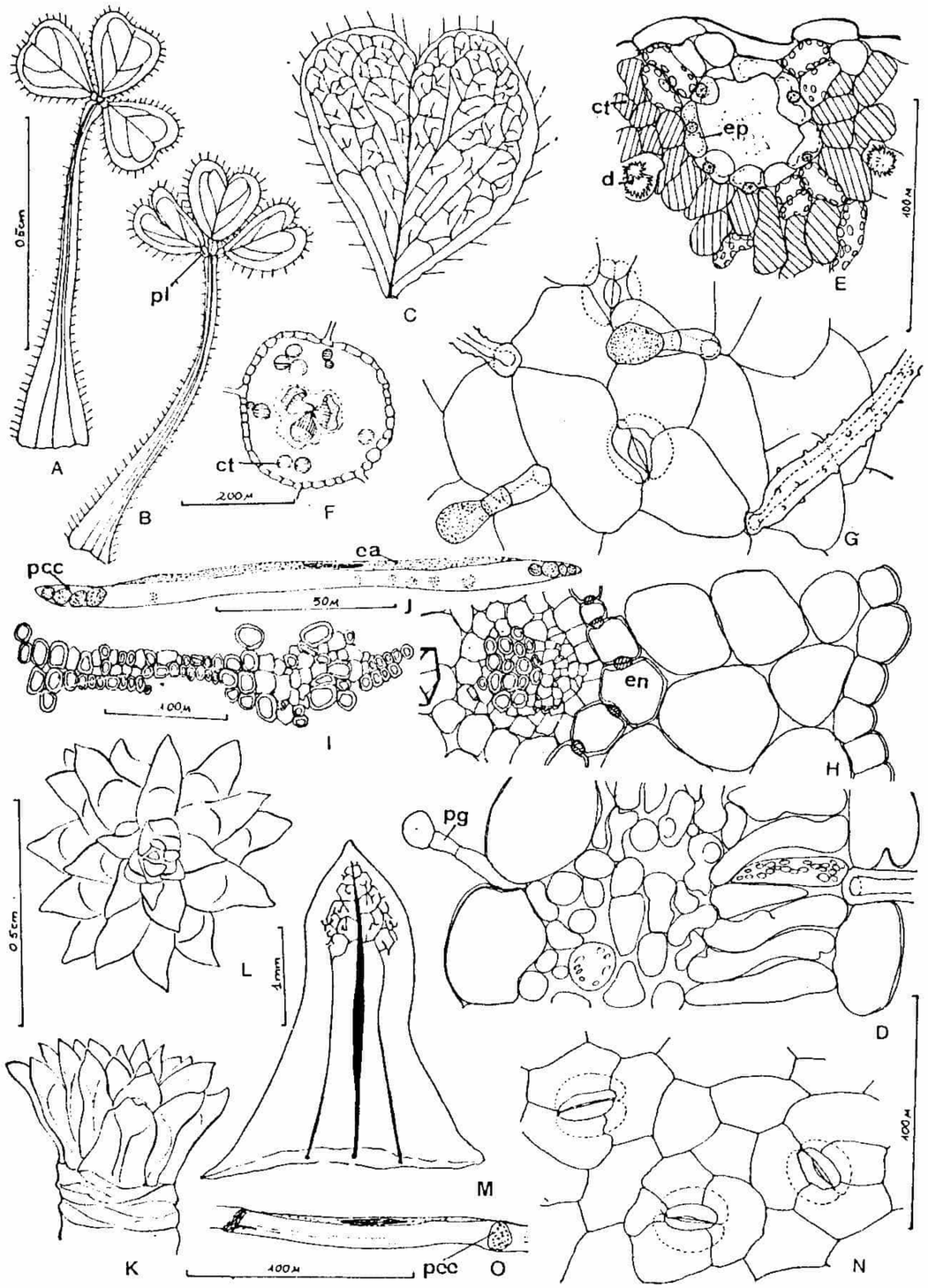


FIG. 3. — A-6, *Pycnophyllum molle*: A, ramas terminales en vista lateral; B, hoja en vista adx; C, vascularización de la hoja; D, roseta foliar terminal en corte transversal; E, epidermis adx papilosa; F, raíz en corte transversal (esquema); G, raíz con estructura primaria en corte transversal; H-O, *P. mucronatum*: H, rama terminal en vista lateral; I, roseta foliar terminal en vista superior; J-L, hoja: J, en vista abx; K, en vista adx; L, en vista lateral; M, vascularización de la hoja; N, epidermis abx; O, hoja en corte transversal.



(Lám. 1, E): cutícula fina. Estomas (tabla 1) anomocíticos dispuestos en forma paralela al eje mayor de la hoja (fig. 3, E). Epidermis abx de la misma zona: células largas de contorno recto sin estomas ni papilas (fig. 3, N y Lám. 1, F). Alas de la hoja con células traslúcidas largas, semejantes en ambas caras. Vascularización: 1 nervio principal muy débilmente ramificado, con 4-5 ramas breves algo decurrentes (fig. 3, C y M). Tejido mecánico: esclereidas acompañando a todos los nervios.

Hoja en CT: (fig. 1, E), epidermis uniestratificada, cara adx papilosa; cutícula fina lisa o estriada. Estomas sólo en la cara adx, protegidos por papilas, con repliegue cuticular conspicuo, cámara subestomática reducida (fig. 3, O). Alas de la hoja sólo formadas por dos capas de células, en continuación con las dos epidermis. Mesófilo denso: Clorénquima en empalizada del lado abx. Hvs colaterales con vaina parenquimática conspicua, un paquete de esclereidas del lado abx. Cristales solitarios y algunas drusas de Oxalato de Calcio en el mesófilo (fig. 3, O).

Tallo con estructura 1ª en CT: Sólo muy cerca del ápice, de contorno circular. Epidermis simple de células radialmente alargadas. Parénquima cortical con amplios espacios intercelulares. Capas periféricas de células grandes, disminuyendo el tamaño de éstas hacia el interior. Hvs pocos, en un ciclo; médula escasa, de células grandes.

Tallo con estructura 2ª en CT: Súber precoz de células alargadas en sentido radial. Felógeno se origina primero en las capas periféricas del parénquima cortical. Segundo felógeno es de origen más profundo dando un súber de células pequeñas. Felodermis en varias capas de células ordenadas radialmente. Floema ordenado en la misma forma, con una pocas esclereidas cortas. Xilema de porosidad subcircular con algunas fibras (fig. 1, G).

Raíz con estructura 1ª en CT: Rizodermis de células grandes y pelos absorbentes largos. Parénquima cortical de células grandes y de paredes finas. Endodermis bien conspicua. El número de grupos de Xl variando de 2 a 5 (fig. 1, F y fig. 3, G).

Raíz con estructura 2ª en CT: Súber de pocas capas y muy precoz. Felógeno de origen pericíclico. Felodermis de células ordena-

FIG. 4. — A-J, *Oxalis exigua*: A, B, hojas aspecto general; C, vascularización del folíolo; D, folíolo en corte transversal; E, cavidad secretora de la hoja, detalle en corte transversal; F, pecíolo en corte transversal; G, epidermis adx = abx con pelos y estomas; H, tallo joven en corte transversal, detalle; I, porción del xilema de tallo adulto con insinuados períodos de crecimiento en corte transversal; J, elemento de tubo criboso; K-O, *Azorella compacta*: K, roseta terminal en vista lateral; L, roseta terminal en vista superior; M, vascularización de la hoja; N, epidermis abx = adx = con estomas; O, elemento de tubo criboso; pl. peciólulo; ep, epitelio glandular; d, drusa de oxalato de Ca; ct, células con taninos; en, endodermis; pg, pelo glandular; pcc, placa cribosa compuesta; ca, célula anexa.

das radialmente con algunos engrosamientos colenquimatosos. Floema 2º también ordenado en filas radiales con algunas fibras periféricas, XI de porosidad subcircular, ciclos incompletos de vasos de diámetro grande. Médula ausente.

Estructura anómala en raíz: 1) Raíces laterales de origen pericíclico recorriendo en parte axialmente el parénquima cortical de la raíz madre (fig. 3, F).

2) Separación del cilindro vascular durante el desarrollo temprano en varias unidades autónomas de tamaño variable con cambium completo individual, rodeadas de parénquima, una especie de polistela, estructura de cable o de liana resistente a la tracción (fig. 3, F y Lám. 1, H, I).

Cambium en tallo y raíz en corte longitudinal tangencial de tipo estratificado notándose esta estratificación en la disposición de los elementos del XI y el FI. Elementos de vaso cortos, punteados con engrosamientos reticulados (Lám. 1, I) y perforaciones simples, horizontales o subterminales (tabla 1) (fig. 8, B y C). Elementos de tubo criboso de diámetro pequeño, placas cribosas simples, casi horizontales y una célula anexa por elemento.

Oxalis exigua Phil. Oxalidaceae.

Esta planta vive entre 4.300 y 5.080 m s.m., en suelo rocoso-arenoso (granito), en laderas inclinadas, al pie de piedras grandes, a veces formando anillos y medias lunas en laderas; generalmente con agua cercana. Plantas vecinas: *Pycnophyllum molle, Azorella compacta, Werneria pseudodigitata, Belloa schultzii* y Gramíneas.

Morfología

Cojines chatos, blandos, de superficie fragmentada y contorno impreciso, de 20-40 cm de diámetro y 2,5-3 cm de altura sobre el suelo (fig. 1, A). Ramificación simpodial en "abanicos", con ramas recubiertas de restos de hojas muertas (pecíolos y bases foliares persistentes) (Lám. 1, P). Hojas compuestas, 3 folioladas, pubescentes (fig. 1, B, C), largamente pecioladas (5-8 mm) en rosetas terminales laxas. Folíolos acorazonados, más o menos escotados, de tamaño variable con superficies de abscisión en las bases de cortos peciólulos (fig. 4, A, B). Raíz gruesa, ramificada, algo contráctil, de 25-40 cm de largo; pocas raíces adventicias en las ramificaciones del tallo. En los individuos creciendo a mayor altura, la presencia de antocíanos en las hojas y las flores, da una tonalidad pardo-rojiza al cojín.

Anatomía

Hoja en vista superficial: Epidermis, de células grandes, de contorno recto, isodiamétricas y semejantes en ambas caras; todas las

células epidérmicas prominentes, vesiculosas. Cutícula, lisa (fig. 1, D). Estomas (tabla 1) en ambas epidermis, pequeños, de tipo paracítico y anomocítico en proporciones variables en una misma hoja, sin orientación definida; semicubiertos por las células epidérmicas vecinas prominentes como vesículas. Numerosos pelos simples, unicelulares de paredes gruesas e incrustadas de Carbonato de Calcio (Lám. 1, Q) pelos glandulares de 2-3 células con cabezuela globosa (fig. 4, G). Vascularización, 3 Hvs en el pecíolo entrando un haz vascular en cada folíolo, con la red vascular poco densa; terminaciones libres brevemente ramificadas en cada aréola (fig. 4, A, B y C).

Hoja en CT: Epidermis, uniestratificada, vesiculosa. Cutícula fina y lisa (fig. 4, D). Estomas pequeños, a igual nivel que el resto de las células epidérmicas, con un breve repliegue cuticular y amplia cámara subestomática. Mesófilo laxo de estructura dorsiventral (fig. 1, E) con una hilera de células de clorénquima en empalizada hacia la cara adx y también en los márgenes de la cara abx; clorénquima lagunoso en la porción abx central de la hoja (fig. 4, D). Hvs colaterales con amplia vaina parenquimática; sin tejido mecánico. Cristales de Oxalato de Calcio simples tetraédricos, y drusas irregulares en todos los tejidos de la hoja. Tejido secretor: En el mesófilo se observan bolsas voluminosas abarcando a veces todo el grosor de la hoja, citadas como tejido secretor por Metcalfe y Chalk (1950), rodeadas por células del mesófilo algo modificadas y distendidas con abundantes taninos. Epitelio secretor formado por células claras y de paredes finas (fig. 4, E). La secreción de estas cavidades es incolora. El conjunto se parece más al ataque de un agente patógeno, o a una simbiosis con algún microorganismo. Sería de interés realizar un estudio más profundo del tema. El tamaño y la distribución de estas bolsas en los folíolos es variable en densidad y sin orden aparente.

Pecíolo en CT y CL: Estructura cilíndrica; epidermis, uniestratificada, densamente pubescente; pelos simples y glandulares; parénquima incoloro de células grandes, algunas células con taninos; Hvs 3, dispuestos en el centro del órgano, colaterales, rodeados cada uno por su vaina parenquimática. Base foliar con epidermis engrosada y parénquima incoloro (fig. 4, F).

Tallo: con estructura primaria en CT: sólo a muy corta distancia del ápice. Epidermis simple: con pelos de igual estructura que los de la hoja. Parénquima cortical, de células grandes. Endodermis, con paredes algo engrosadas y bandas de Caspary bien diferenciadas. Cilindro central con un ciclo de hvs pequeños rodeando una amplia médula con células grandes y numerosos cristales de Oxalato de Calcio de formas irregulares (fig. 4, H).

Tallo con crecimiento secundario en CT: Súber muy precoz. Felógeno se origina en las capas profundas del parénquima cortical quedando visibles los restos de tejidos periféricos muertos. Estruc-

tura secundaria desarrollada plenamente: Súber de 15 a 20 capas con células pequeñas radialmente achatadas. Pocas capas de parénquima colenquimatoso de posible origen felodérmico. Cambium en un anillo completo pero formando sólo estrechas zonas radiales de xilema y floema intercaladas con grandes porciones radiales de parénquima secundario axial de paredes finas. El resultado final es una especie de "rueda" o estrella de brazos muy finos, formada principalmente por xilema y pequeñas porciones del floema en la periferia de cada grupo. Torsiones del tallo durante el crecimiento imprimen un aspecto helicoidal al conjunto, con destrucción parcial del parénquima axial 2º (fig. 1, G). Elementos de vaso poco numerosos notándose cierta periodicidad de crecimiento o anillos a pesar de la estructura tan particular (fig. 4, I y Lám. 1, R). Ejemplo de estimación de la edad del cojín: En un tallo de 5 mm de diámetro se cuentan 20 anillos de crecimiento y en uno de 8 mm de diámetro 25 de ellos. Médula: Siempre presente en mayor o menor cantidad, en el centro de los tallos, con abundantes cristales, y sin estructuras secretoras.

Raíz: con estructura primaria en CT: Rizodermis con pelos absorbentes. Endodermis diferenciada y tres grupos de Xl (fig. 1, F).

Raíz con estructura 2ª incipiente, mostrando desarrollo del xilema 2º alterno con los grupos del Xl 1º intercalado con amplias zonas parenquimáticas frente a los polos protoxilemáticos. Estructura de raíz adulta, similar a la del tallo arriba descripto pero sin médula, con gran cantidad de parénquima 2º de posición radial, anillos de crecimiento presentes en el Xl y poco floema.

Elementos del Xl, tanto en la raíz como en el tallo: vasos y traqueidas, espiraladas con espirales anastomosadas tendiendo al tipo reticulado. Elementos de vaso con perforación terminal o subterminal simple, apéndices de largo variable (fig. 8, F, b, c; y Lám. 1 R) (tabla 1). Elementos de tubo criboso largos, de diámetro pequeño, con placas oblicuas compuestas de 3 a 5 áreas cribosas (fig. 4, J), 1 célula anexa por elemento. En Xl y Fl fibras cortas, poco engrosadas y poco lignificadas (fig. 8, F a).

Anthobryum triandrum (Remy Surgis. Frankeniaceae.

Vive entre 3.400-4.400 m s.m. en suelo arenoso-pedregoso-arcilloso, bordes de salinas y depresiones salitrosas, suelo generalmente saturado de agua y sales. Se encontraron unos pocos ejemplares entre 4.500-4.900 m s.m. en laderas muy inclinadas y suelo arenoso-pedregoso-seco.

Las plantas vecinas: del primer habitat son: *Salicornia pulvinata, Distichlis sp.* formando junto con *Anthobryum triandrum* un intrincado mosaico vegetal; y del segundo: *Azorella compacta* y *Pyconophyllum mucronatum.*

Morfología

Cojines grandes de 20-90 cm de diámetro, 3-10 cm de altura sobre suelo, semiesféricos, con bordes aplanados (fig. 1, A), superficie compacta inerme de color verde-pardo por la presencia de antocíanos en las hojas. Ramificación simpodial muy densa (Lám. 1, J). Ramas cubiertas de hojas muertas persistentes. Hojas muy pequeñas 1,5-2 mm de largo × 1 mm de ancho, sésiles adpresas al tallo, de tipo ericoide (fig. 1, B), opuestas, de bases envainadoras soldadas (fig. 2, H.I.). Rosetas terminales cilíndricas. Raíz principal gruesa, retorcida, de 20.40 cm de largo, ramificada, algo contráctil; algunas raíces adventicias en las ramificaciones del tallo.

Anatomía

Hoja en vista superficial: Cara adx: epidermis glabra de células isodiamétricas, de contorno recto y paredes engrosadas sin estomas ni papilas; cutícula finamente estriada (fig. 2, K). Cara abx en 2 zonas: a) zona central o del surco en una profunda depresión con epidermis abx papilosa, de células pequeñas con algunas glándulas de sal (Lám. 1, k). Estomas (tabla 1), anomocíticos, rodeados de células epidérmicas formando papilas [1] (fig. 1, D y fig. 2, L); b) zonas laterales con epidermis adx lisa, células de contorno recto sin estomas y con numerosas glándulas de sal; cutícula gruesa. Borde con cilias marginales de longitud variable en la mitad proximal de la hoja. Vascularización: un nervio principal ramificado en densa red hacia el extremo distal, con aréolas pequeñas y pocas terminaciones libres cortas (fig. 2, I). Tejido mecánico: esclereidas subepidérmicas adx, generalmente ocupando la mitad proximal de la hoja.

Hoja en CT (fig. 1, E): Epidermis adaxial uniestratificada de células altas, cutícula algo engrosada y estriada, con glándulas de sal de 8 células en las depresiones de la epidermis (fig. 1, C). Aproximadamente 200 glándulas por mm^2 (tabla 1). Epidermis abx, muy papilosa en la zona del surco. Cutícula fina, algo estriada. Estomas a igual nivel que el resto de las células epidérmicas (figs. 1, D y 2, J); cámaras subestomáticas reducidas. Mesófilo céntrico en el 1/3 distal, dorsiventral en la porción media con el clorénquima en empalizada en posición abx debido a la curvatura de la lámina foliar (fig. 1, E) y mesófilo incoloro en las bases foliares. Esclereidas adx subepidérmicas, de pared engrosada. Hvs colaterales, dispuestos en herradura siguiendo los bordes del surco. Taninos en células aisladas del mesófilo.

[1] Considero estas formaciones epidérmicas papilas y no pelos ya que responden a la característica descripción de estas estructuras en Solereder (1885) y Font Quer (1953).

Tallo con crecimiento primario en CT: Solamente muy cerca del ápice de la roseta, epidermis simple, haces vasculares colaterales escasos y dispuestos en un ciclo.

Tallo con estructura secundaria en CT (fig. 1, G): Súber muy precoz. Felógeno originándose en capas profundas del parénquima cortical. Felodermis de 6-8 capas de células ordenadas radialmente. Parénquima cortical escaso. Cambium en un anillo completo. Cilindro vascular compacto. Floema de células ordenadas radialmente con algunas esclereidas aisladas. Xilema de porosidad difusa. Elementos de vaso de paredes muy engrosadas, intercalados con parénquima axial difuso y algunas fibras (Lám. 1, 2). Células con tanino presentes, en la felodermis, parénquimas y floema.

En tallos de muchos años de crecimiento secundario el cilindro vascular es profundamente lobulado, pero no fracturado.

Raíz con estructura primaria en CT: Rizodermis con pelos absorbentes largos, parénquima cortical denso de células pequeñas; endodermis conspicua; xilema diarco (fig. 1, F).

Raíz con crecimiento secundario en CT: Súber muy precoz. Felógeno de origen pericíclico; xilema y floema con características semejantes a las del tallo.

Elementos del xilema: en tallo y raíz, vasos y traqueidas. Elementos de vaso cortos (tabla 1) espiralados, tendiendo hacia reticulados (fig. 8, D), perforaciones simples, subterminales a terminales, con algunos apéndices o sin ellos. Elementos de tubo criboso de poco diámetro, placas cribosas algo oblicuas, simples con una célula anexa por elemento.

Azorella compacta Phil. Umbelliferae

Vive entre 3.800-4.900 m s.m., en suelo arenoso-pedregoso-rocoso, en laderas secas con inclinación pronunciada y en lugares llanos con agua subterránea más o menos cercana. Plantas vecinas: *Senecio humillimus, Pycnophyllum molle* y *P. mucronatum. Verbena minima* y *V. pygmaea, Belloa schultzii, Werneria pseudodigitata.*

Morfología

Cojines semiesféricos bajos (fig. 1, A), de bordes aplanados, compactos, duros, de color verde vivo, de 15 a 95 cm de diámetro y de 3 a 10 cm de altura sobre el suelo. Superficie brillosa, algo pegajosa por la presencia de secreción resinosa. Ramificación simpodial muy densa. Ramas gruesas, compactas (Lám. 1, M), terminadas en rosetas foliares abiertas (fig. 4, y L). Restos de hojas muertas persistentes durante cierto tiempo sobre las ramas inferiores. Hojas sésiles, pequeñas, espatuliformes, carenadas, glabras y de bordes lisos (fig. 1,8), tridentadas en las rosetas más externas, de base

anchamente envainadora (fig. 4, M), de 1 a 3 mm de largo por 0,5 a 1 mm de ancho, en las rosetas superiores del cojín y de 5 a 10 mm por 2 mm en las rosetas más periféricas. Raíz principal larga, muy gruesa, ramificada y contráctil, de 30-100 cm de largo. Escasas raíces adventicias en las ramas del tallo. Se usa como un combustible local llamado "leña de piedra".

Anatomía

Hoja, en vista superficial: Epidermis, abx y adx semejantes. Cutícula, lisa o algo estriada. Estomas, de tipo anomocítico con 10-20 % de tipo anisocítico, en ambas caras de la hoja (tabla 1). Vascularización, un nervio principal (puede haber 3 nervios en las hojas periféricas del cojín). Red vascular densa en el tercio distal (fig. 4, M). Terminaciones vasculares libres en los bordes de la hoja y en las aréolas.

Hoja, en CT: Epidermis uniestratificada. Cutícula, lisa y gruesa. Estomas en ambas epidermis, ligeramente hundidos y con repliegue cuticular externo muy conspicuo (fig. 1, D y Lám. 1, N). Mesófilo variando de estructura según el plano de corte, desde el céntrico (fig. 1, E), en el tercio distal, a dorsiventral denso en la porción media e incoloro en la base de la hoja. Hvs, colaterales, con vaina parenquimática conspicua. Tejido mecánico: escaso parénquima colenquimatoso en la posición abx del nervio medio. Canales secretores de gran diámetro, con epitelio glandular, dispuestos a lo largo del haz vascular medio de las hojas. El producto de la secreción es soluble en acetona y xilol y forma gotas de exudado sobre la superficie del cojín. Cristales de Oxalato de Calcio en forma de drusas, en las células del mesófilo.

Tallo con estructura primaria en CT: De contorno circular. Epidermis simple, glabra, Hvs, pocos y pequeños en un ciclo entre tejido parenquimático; médula muy amplia con numerosas drusas de Oxalato de Calcio.

Tallo con crecimiento secundario en CT: Súber muy precoz se observa aproximadamente en el 2º-3º entrenudo desde el ápice. Felógeno de origen subepidérmico. Tejido mecánico escaso. Hvs secundarios grandes y parénquima interfascicular 2º de células con paredes finas. Cristales solitarios y drusas de Oxalato de Calcio numerosos en todos los tejidos. Conductos secretores en forma de amplios canales con epitelio glandular en el parénquima cortical y el floema, no pasando nunca más allá del cambium (fig. 1, G y Lám. 1, O).

Raíz con estructura primaria en CT: Rizodermis con pelos absorbentes. Parénquima cortical laxo, de células grandes. Endodermis con bandas de Caspary conspicuas. Canales secretores agrupados en la zona de periciclo frente a los grupos de protoxilema. Grupos de Xl generalmente tres (fig. 1, F).

Raíz con estructura secundaria en CT: Estructura general fracturada en tres estelas independientes durante el desarrollo, cada una con su anillo cambial completo, parénquima, abundante de paredes delgadas y grandes espacios intercelulares, entre las estelas. Súber precoz de origen aparentemente pericíclico, origen difícil de precisar tratándose de una estructura anómala. Felodermis de 4-5 capas de células ordenadas radialmente. Canales secretores en el floema y el parénquima cortical. Xilema de porosidad difusa (Lám. 1, O). Tejido mecánico escaso.

Xilema de tallo y raíz: algunas traqueidas de largo considerable, elementos de vaso de diámetro reducido (tabla 1), perforaciones simples, oblicuas a subterminales con o sin apéndices. Engrosamientos espiralado-reticulados con algunas puntuaciones de disposición alterna. Fibras escasas, largas de pared poco engrosada (fig. 8, E), y poco lignificada. Floema con elementos de tubo criboso alargados, de poco diámetro, placas cribosas simples algo oblicuas y una célula anexa por elemento (fig. 4, O).

Verbana minima (Meyer), **V. pygmaea** R. E. Fries. Verbenaceae.

Viven entre 3.400-4.900 m s.m., en laderas y abras, en suelo arenoso-pedregoso, a menudo, alrededor de grandes piedras y matas de Gramíneas. Plantas vecinas: *Pycnophyllum mucronatum, Astragalus* sp., *Baccharis* sp., *Parastrephia lepidophylla,* Gramíneas.

Morfología

Caracteres comunes a las 2 especies: Cojines muy chatos (fig. 1, A) de 30-70 cm de diámetro y 1,5-4 cm de altura, inermes, densos. Ramificación simpodial, cortas ramas verticales con densas rosetas terminales de hojas (Lám. 2, A, D). Hojas pequeñas, sésiles, pubescentes, con pelos simples, unicelulares, glandulares de cabezuela pluricelular y cilias marginales (fig. 1, B, C). Raíz principal ramificada, leñosa, retorcida de 30-45 cm de largo. Raíces adventicias en las ramas del tallo.

Caracteres específicos

V. minima: Cojín de color verde-grisáceo oscuro. Hojas de 1-1,5 mm de largo, lanceoladas, pubescentes de bases ensanchadas y brevemente soldadas, dispuestas en rosetas abiertas (fig. 5, A, B, C). Raíces adventicias finas y ramificadas (Lám. 2, A).

V. pygmaea: Cojín de color gris-verdoso claro, de 1,5-2 cm de alto. Hojas 3 lobadas (a veces enteras o 2 lobadas), de bases brevemente soldadas, densamente pubescentes, pelos simples con pared incrustada con Carbonato de Calcio, rosetas foliares esféricas, cerradas (fig. 5, F, G, H, I, J). Raíces adventicias poco numerosas.

Anatomía: Caracteres generales y específicos

Hoja en vista superficial: Epidermis de células de contorno muy sinuoso. Estomas (tabla 1) de tipo anomocítico en ambas caras, aproximadamente paralelos al nervio medio (Lám. 2B, E). Borde de la hoja liso con cilias marginales en la mitad proximal. Vascularización abierta, un nervio medio con ramificaciones poco densas (fig. 5, C.7); nervios principales acompañados de esclereidas alargadas de contorno sinuoso y extremos aguzados.

Hoja en CT: Epidermis uniestratificada de células cortas. Cutícula y pared externa de las células bastante engrosada (fig. 1, D). Mesófilo variando a lo largo de las hojas: céntrico en el 1/3 distal, dorsiventral en la parte media e incoloro en la porción proximal (fig. 1, E). Hvs colaterales con vaina parenquimática notable.

V. minima: Células epidérmicas de pared externa engrosada y cutícula lisa. Pelos simples de base ensanchada, muy engrosados y de paredes lisas (Lám. 2, B). Pelos glandulares formados por un pie pluricelular y cabezuela globosa (fig. 5, D) de 3-4 células. Vascularización: dos ramas laterales del nervio medio, decurrentes, hacia la vaina ensanchada (fig. 5, C).

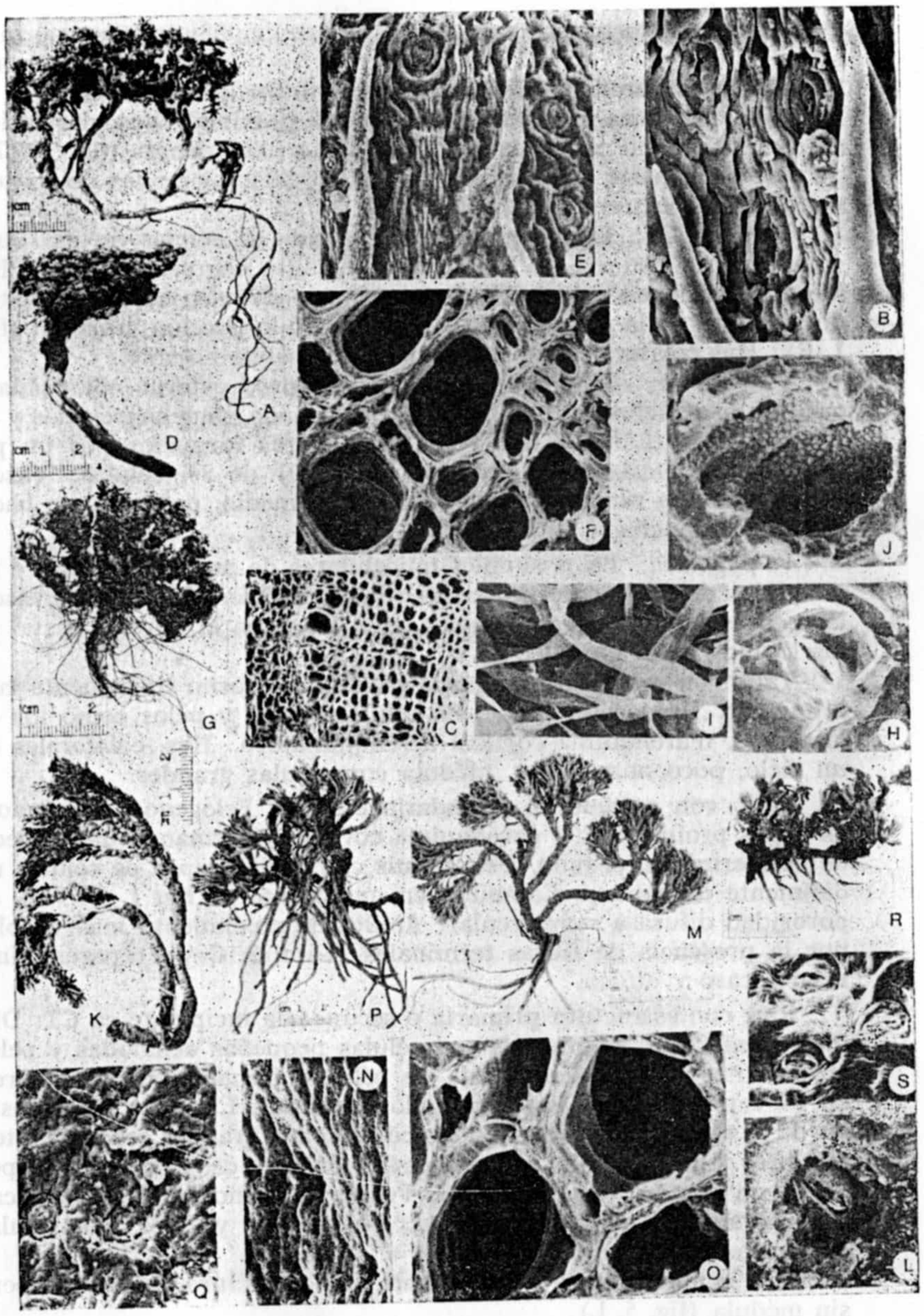
V. pygmaea: Pelos simples unicelulares de paredes gruesas e incrustadas de Carbonato de Calcio (fig. 5, K; Lám. 2, E). Red vascular con esclereidas y ramificación más densa en la porción distal de los lóbulos de la hoja (fig. 5, J).

Tallo con estructura primaria en CT: Contorno típicamente cuadrangular. Epidermis simple de células cortas y pelos como los de las hojas. Parénquima cortical aerenquimatoso. Hvs. colaterales en un ciclo, poco numerosos. Médula con células grandes.

Tallo con estructura secundaria en CT: Felógeno originándose en capas profundas del parénquima cortical y formando una especie de polidermis en el tallo. Felodermis con varias capas de células radialmente ordenadas. Cambium en anillo entero (fig. 1, G). Xl, de porosidad difusa a semicircular. Anillos de crecimiento más visibles por la presencia de fibras terminales (Lám. 2, C y F) parénquima axial escaso y difuso.

Raíz con estructura primaria o secundaria incipiente en CT: Diámetro reducido. Rizodermis con células pequeñas achatadas y pelos absorbentes largos. Exodermis de células grandes, cuadrangulares, en 1-2 capas (fig. 5, E) presentando bandas de Caspary, parecidas a las de la endodermis. Parénquima cortical con grandes espacios intercelulares. Endodermis con marcadas bandas de Caspary. Grupos de Xl, en número variable de 3-5. Primer felógeno de origen cortical, subsiguiente de origen pericíclico. Felodermis y Fl 2º con células ordenadas radialmente (fig. 1, F).

Raíz con estructura 2ª, semejante a la estructura del tallo 2º pero sin médula (fig. 5, L).



Elementos conductores en tallo y raíz: Elementos de vaso cortos a muy cortos (tabla 1) con engrosamientos reticulados, de perforaciones simples algo oblicuas y apéndices de longitud variable. Fibras largas de pared poco engrosada y poco lignificada (fig. 8, G y H). Elementos de tubo criboso de diámetro pequeño y placas cribosas compuestas, inclinadas, con 3 a 5 áreas (fig. 5, M). Una célula anexa por elemento de tubo. Cristales, pequeños de Oxalato de Calcio en células de parénquima.

Werneria pseudodigitata Recke. **W. poposa** Phil; **W. aretioides** Wedd. Compositae.

Numerosos caracteres morfológicos y anatómicos son comunes a las tres especies.

Morfología

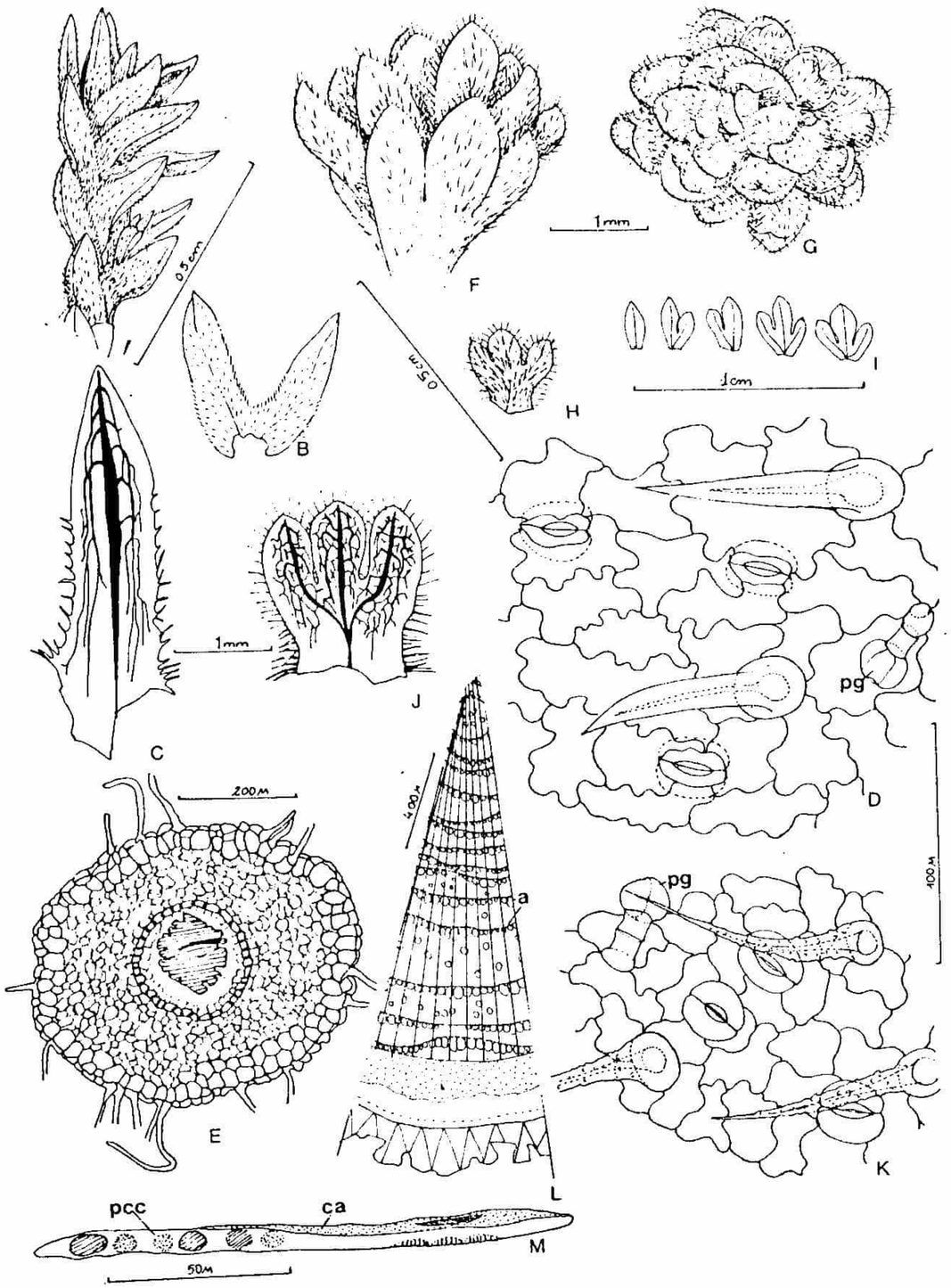
Viven entre 4.000-5.000 m s.m. en laderas rocosas o en suelo arenoso-limoso-pedregoso en proximidad de vegas, bordes de ríos, arroyos y "tomas de agua". Cojines laxos inermes o cojines-céspedes.

Ramificación simpodial densa. Hojas sésiles de bases envainadoras, glabras de bordes enteros, con algunas cilias marginales en la mitad proximal (fig. 1, B). Raíz principal ausente o poco conspicua en los ejemplares adultos. Numerosas raíces adventicias, en todas las ramificaciones del tallo, de 6-15 cm de largo de diámetro aproximadamente igual, poco ramificadas.

Caracteres específicos

W. pseudodigitata Rockl. Vive desde 4.200 a 5.000 m s.m. Cojines laxos verde-amarillentos, de 50-70 cm de diámetro y 15 cm de altura sobre el nivel del suelo, semiesféricos (fig. 1, A), en "tomas de agua", entre rocas, pedregrullo y suelo fino. Ramas parcialmente desnudas

LÁM. 2. — Aspectos externos de las plantas y observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB). A-C, *Verbena minima*: A, aspecto externo de una rama; B, epidermis abx = adx, con pelos y estomas, × 300; C, porción de tallo en CT, × 100; D-F, *V. pygmaea*: D, aspecto externo de una rama; E, epidermis abx = adx con pelos y estomas, × 200; F, porción de tallo en CT, × 450; G-J, *Belloa schultzii*: C, aspecto externo de una rama; H, estoma en epidermis abx, × 700; I, aspecto superficial de la cobertura de pelos de la hoja, × 200; J, elemento de vaso en CT con capa verrucosa, × 1700; K-L, *Werneria poposa*: D, aspecto externo de una rama; L, estoma en epidermis adx × 700; M-O, *W. pseudodigitata*: M, aspecto externo de una rama; N, epidermis adx = abx con estomas hundidos, × 200; O, porción de tallo en CT, × 1000; P-Q, *W. aretioides*: P, aspecto externo de una rama; Q, epidermis adx = abx, × 200; R-S, *Senecio humillimus*: R, aspecto externo de una rama; S, epidermis adx = abx con estomas, × 200.



con rosetas terminales laxas de hojas sésiles de base envainadora, de 0,5 a 1,5 cm de largo (fig. 6, A; Lám. 2, M). La porción media de la hoja subcilíndrica, el extremo distal separado en tres lóbulos bien marcados (hoja trífida) (fig. 6, B). Plantas vecinas: *Azorella compacta, Pycnophyllum molle, Oxalis exigua, Senecio humillimus,* Gramíneas.

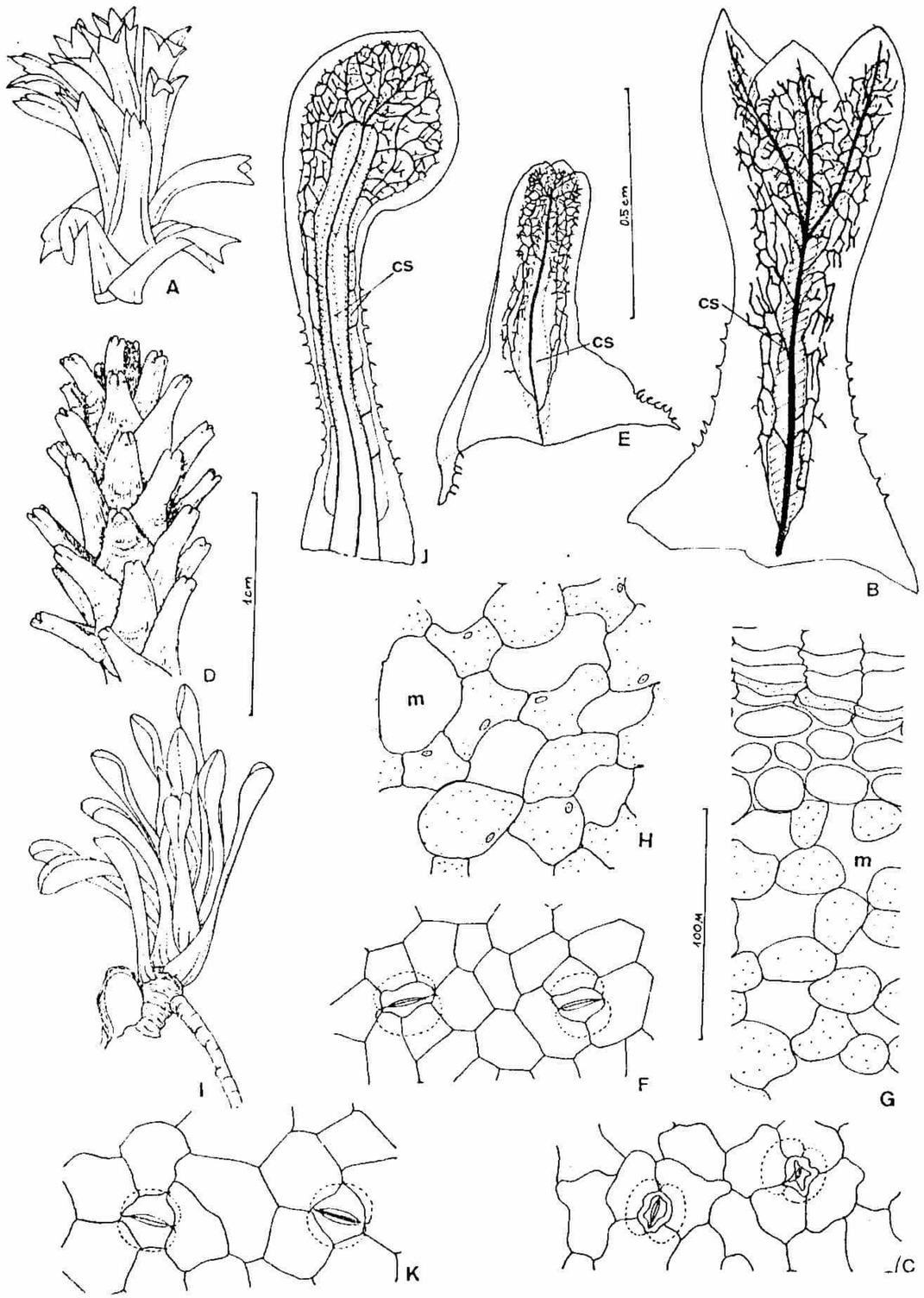
W. poposa Phil. Vive entre 4.000 y 4.600 m s.m. Cojines chatos, laxos, "en cepillo", rizomatosos, de 40 a 60 cm de diámetro y 6 cm de altura (fig. 1, A) en laderas secas y también en suelo limoso-arenoso de los bordes de ríos y lagunas. Ramificación densa tanto horizontal como verticalmente (Lám. 2, K). Ramas terminando aproximadamente a un mismo nivel rematadas en rosetas foliares densamente cilíndricas (fig. 6, D). Hoja de 0,5 a 0,8 cm de largo, base anchamente envainadora, porción media y distal subcilíndrica terminando en tres mucrones (fig. 6, E) (insinuación de hoja trífida). Plantas vecinas: *Parastrephia lucida* y Gramíneas.

W. aretiodes Wedd. Vive entre 4.300 y 4.500 m s.m. Cojines muy chatos, rizomatosos, de 40-50 cm de diámetro y 2 cm de altura (fig. 1, A), en suelo fino, pedregoso-arenoso, bordes de vegas y abras bajas. Ramificación profusa. Ramas desnudas terminadas en rosetas foliares laxas (fig. 1, B y Lám. 2, P) constituyendo la superficie herbosa de este cojín-césped. Hojas simples, algo carnosas, de 0,5 a 1,2 cm de largo, espatuliformes, de bases envainadoras (fig. 6, I). *Plantas vecinas*: Gramíneas, *Parastrephia lepidophylla, Senecio humillimus, S. algens.*

Anatomía. Caracteres generales:

Hoja: en vista superficial. Epidermis, de células pequeñas, aproximadamente isodimétricas, de contorno rectilíneo, semejantes en ambas caras. Estomas (tabla 1), de tipo anomocítico (fig. 6, C, F, K), en ambas epidermis y en el tercio distal de la hoja. Vascularización: red vascular en el tercio distal con algunas ramas decurrentes; las aréolas poco delimitadas con terminaciones vasculares libres ramificadas (fig. 6, B, E, J) y también terminaciones libres en los márgenes foliares.

FIG. 5. — A-E, *Verbena minima*: A, rama terminal en vista lateral; B, par de hojas en vista abx; C, vascularización de la hoja; D, epidermis adx = abx con pelos y estomas; E, raíz con estructura secundaria incipiente, en corte transversal; F-M, *V. pygmaea*; F, roseta foliar terminal en vista lateral; G, roseta foliar en vista superior; H, hoja, cara abx; I, variaciones de la forma de las hojas; J, vascularización de la hoja; K, epidermis adx = abx con pelos = y estomas; L, porción de raíz con estructura secundaria en corte transversal (esquema); M, elemento de tubo criboso; pg, pelo glandular; a, anillo de crecimiento; pcc, placa cribosa compuesta; ca, célula anexa.



Hoja en CT: Epidermis simple. Cutícula gruesa, lisa. Estomas hundidos (Lám. 2, L, N, Q) con amplio repliegue anterior y posterior de pared y cutícula (fig. 1, D). Mesófilo: En el tercio distal, de estructura céntrica (fig. 1, E); en la porción media, dorsiventral e incoloro en la parte basal de la hoja. Hvs colaterales, con vaina parenquimática, de células grandes y acompañados cada uno de ellos por canales secretores esquizógenos abaxiales. Tejido mecánico escaso.

Tallo con estructura primaria en CT: Parénquima cortical y medular de células grandes y paredes finas. Hvs poco numerosos, dispuestos en un ciclo. Endodermis primaria visible.

Tallo con estructura secundaria en CT: Súber precoz de células pequeñas achatadas. Fológeno de origen subepidérmico. Parénquima cortical de 6-10 capas de células. Las capas más externas colenquimatosas el resto formado por células irregulares con grandes y numerosos espacios intercelulares (estructura aerenquimatosa) (fig. 6, H). Endodermis bien diferenciada y conspicua. Cambium en un cilindro completo pero produciendo una estructura vascular fragmentada: un ciclo de Hvs 2º intercalados con parénquima interfascicular axial también secundario (fig. 1, G). Tejido secretor: amplios canales periendodérmicos con epitelio glandular. Xilema de porosidad difusa a subcircular, con parénquima axial difuso, médula abundante, de células grandes.

Raíz con estructura primaria en CT: Rizodermis con numerosos pelos absorbentes. Exodermis algo engrosada. Parénquima cortical laxo aerenquimatoso. Endodermis bien definida. Número de los grupos del xilema variando de 3 a 7 (fig. 1, F).

Raíz con estructura secundaria en CT: Súber precoz de origen subrizodérmico (periférico). Parénquima cortical amplio, aerenquimatoso (fig. 6, G). Endodermis con bandas de Caspary bien definidas. Canales secretores por fuera de la endodermis. Cambium en un cilindro completo. Cilindro vascular lobulado, sin médula central. Algunas fibras protofloemáticas aisladas.

Elementos del xilema y floema de tallo y raíz: Elementos de vaso y traqueidas cortas punteadas con engrosamientos reticulados. Perforaciones simples subterminales oblicuas, con o sin apéndices. Fibras cortas y débilmente engrosadas en el xilema (fig. 8,

FIG. 6. — A-C, *Werneria pseudodigitata*: A, roseta foliar terminal; B, vascularización de la hoja; C, epidermis abx = adx con estomas hundidos; D-H, *W. poposa*: D, rama terminal en vista lateral; E, vascularización de la hoja; F, epidermis abx = adx; G, aerenquima cortical en raíz, en corte transversal; H, aerenquima cortical en tallo, en corte transversal; I-K, *W. aretioides*: I, roseta foliar terminal en vista lateral; J, vascularización de la hoja; K, epidermis abx y adx; cs, canal secretor; m, espacio intercelular.

I, J, K) (tabla 1). Elementos d e tubo criboso cortos, de diámetro pequeño, con placas cribosas simples y una célula anexa por elemento.

Caracteres específicos

W. pseudodigitata Reckl, Hoja en vista superficial y CT: Estomas hundidos, con amplia cámara subestomática (fig. 1, D y 6, C). Células epidérmicas con pared externa muy engrosada. Tejido mecánico: colénquima en los bordes de los lóbulos de la hoja en la zona de separación de los mismos y algunas esclereidas cerca del nervio medio. Un nervio principal ramificado. Tallo con estructura secundaria: elementos de XI de contorno anguloso (Lám. 2, O). Marcados anillos anuales en los Hvs secundarios (fig. 1, G). Raíz con estructura primaria: Grupos de xilema en número variable de 3 a 6.

W. poposa. Hoja en vista superficial y CT: Células epidérmicas vesiculosas prominentes como papilas, más pronunciadas en la epidermis abx. Estomas hundidos con un amplio repliegue cuticular, dispuestos aproximadamente paralelos al eje mayor de la hoja. Mesófilo dorsiventral invertido en el tercio distal debido a la posición vertical adpresa de las hojas en la roseta; un nervio principal. Tallo con estructura secundaria: Xilema de los Hvs secundarios sin anillos de crecimiento. Raíz con estructura primaria: número de los grupos de xilema variable entre 3-4 y 6.

W. aretioides Wedd. Hoja en vista superficial y CT: Estomas muy poco hundidos, con doble repliegue de pared-cutícula. Tres nervios principales. Cristales, drusas pequeñas de Oxalato de Calcio en todo el mesófilo, cerca de los Hvs y la epidermis. Tallo con estructura secundaria en CT: Xilema de porosidad difusa. Raíz con estructura primaria en CT: Grupos de xilema, en número variable de 4 a 7.

Senecio humillimus Schultz et Bip, **S. algens** Wedd. Compositae.

Caracteres comunes a las dos especies

Viven entre 3.700 y 4.800 m s.m. en suelo fino arenoso-pedregoso, en lugares húmedos, bordes de las vegas y arroyos. Cojines-céspedes rizomatosos (fig. 1, A) grandes, de contorno circular, de 35 a 75 cm de diámetro y de 1,5 a 3,5 cm de altura, sobre el suelo. Plantas vecinas: *Werneria pseudodigitata. W. aretioides, Pycnophyllum mucronatum, Azorella compacta.* Gramíneas.

Morfología

Cojines de color verde claro, brillantes. *S. algens Wedd.* generalmente crece bajo la protección de rocas o matas de Gramíneas.

Ramificación: simpodial horizontal y vertical poco densa (Lám. 2, R). Rosetas laxas de hojas en las terminaciones de las ramas (fig. 7, F). Hojas sésiles de bases envainadoras, espatuliformes de 5 a 10 mm de largo (*S. humillimus*) y de 2-20 mm de largo (*S. algens*) (fig. 1, B); algo carnosas, glabras, de borde entero, con cortas cilias marginales (fig. 7, G, I).

Márgenes de las hojas ligeramente recurvadas hacia abajo en *S. humillimus*; hojas planas en *S. algens* (fig. 1, E). Raíces en ejemplares adultos, sólo adventicias, profusas poco ramificadas, de diámetro aproximadamente igual (Lám. 2, R).

Anatomía

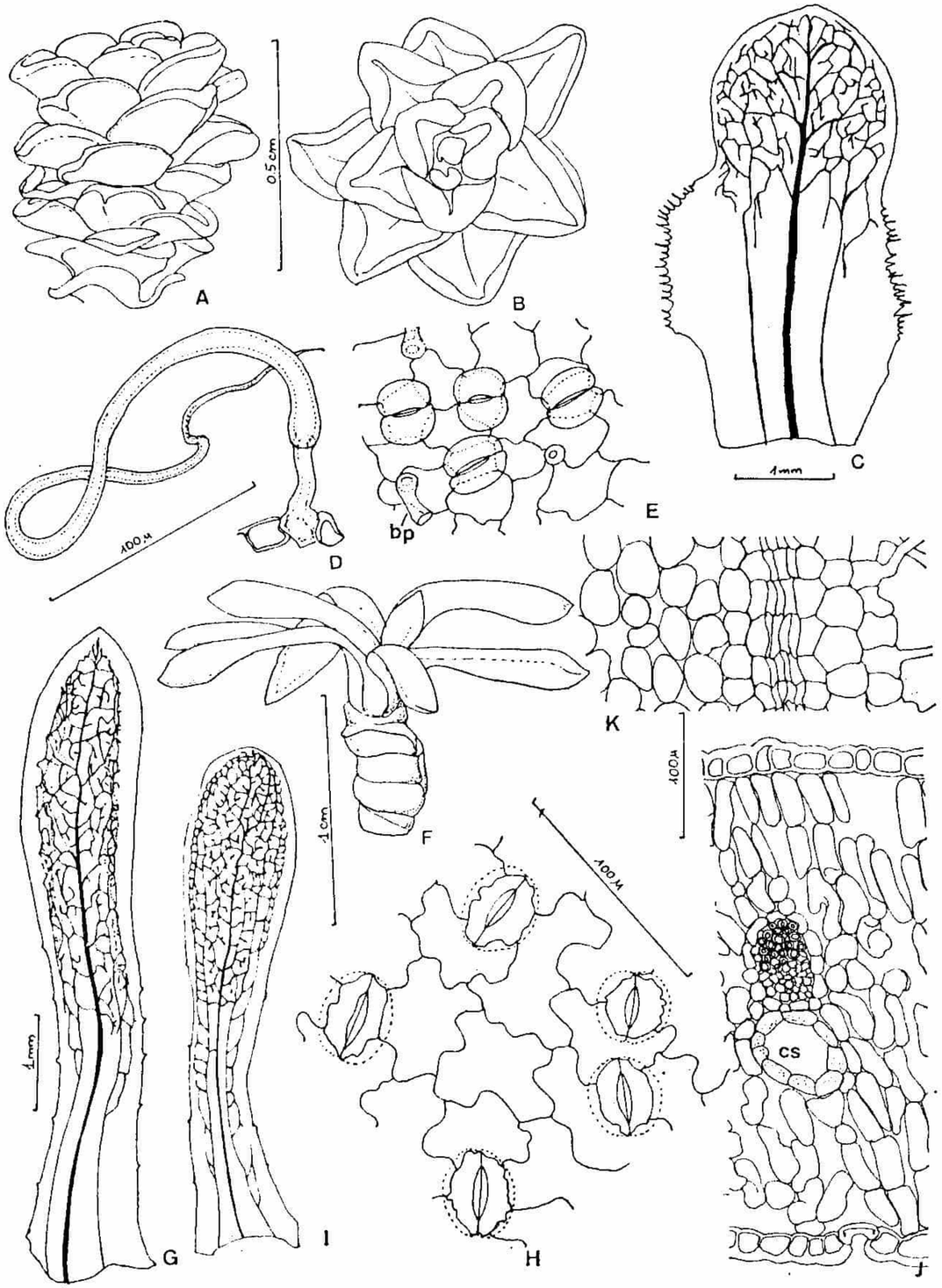
Hoja, en vista superficial: Epidermis glabra, de células cortas, de contorno sinuoso. Cutícula lisa. Estomas en ambas caras, de tipo anomocítico (tabla 1), aproximadamente paralelos al eje mayor de la hoja, algo hundidos, con ligero repliegue de pared y cutícula (fig. 7, H y Lám. 2, S). Vascularización: tres nervios principales ramificándose en una densa red en el tercio distal de la hoja. Aréolas amplias, con terminaciones vasculares libres algo ramificadas (fig. 7, G. I). Contenidos celulares: gotas refringentes de aceites esenciales solubles en xilol.

Hoja en CT: Epidermis uniestratificada. Cutícula fina. Estomas algo hundidos, con repliegue anterior y posterior de pared-cutícula (fig. 1, D). Mesófilo céntrico hacia el tercio distal de la hoja, dorsiventral en su parte media e incoloro hacia la base foliar (fig. 1, E y fig. 7, 7). Hvs colaterales con vainas parenquimáticas notables. Tejido mecánico y canales secretores (fig. 7, J) acompañando a los Hvs; paránquima colenquimatoso acompañando el Hvs principal en su mitad proximal y algunas esclereidas en el lado abx de Hvs de los nervios medios.

Tallo con estructura primaria en CT: Epidermis uniestratificada, parénquima cortical con células amplias, con grandes espacios intercelulares. Endodermis conspicua, con bandas de Caspary. Hvs poco numerosos, en un ciclo.

Tallo con estructura secundaria en CT: Súber precoz. Felógeno de origen subepidérmico. Parénquima cortical aerenquimatoso. Endodermis bien visible aún con el desarrollo de la estructura secundaria evanzada. Cambium en un anillo completo. Cilindro vascular entero lobulado pero no fracturado. Floema y xilema con mucho parénquima axial difuso. Esclereidas protofloemáticas muy engrosadas cortas (*S. humillimus*), largas *fibriformes* (S. algens). Xilema de porosidad difuso. Canales secretores, por fuera de la endodermis (fig. 1, G).

Raíz con estructura primaria en CT: Rizodermis con numerosos pelos absorbentes (fig. 7, K). Parénquima cortical aerenquimatoso.



Endodermis con células grandes y con bandas de Caspary bien notables. Fibras protofloemáticas en densos paquetes. Tres a cuatro grupos de xilema (fig. 1, F).

Raíz con estructura secundaria en CT: Súber precoz. Felógeno de origen cortical algo más profundo (fig. 7, K), permaneciendo en esta posición durante un tiempo. La estructura triarca (*S. humillimus*) y tetrarca (*S. algens*) visible por la formación de amplias zonas de parénquima frente a los polos del protoxilema. Canales secretores frente a los grupos de floema por fuera de la endodermis.

Elementos del xilema secundario en tallo y raíz: elementos de vaso y traqueidas cortos punteados, con engrosamientos reticulados, de perforaciones simples subterminales algo oblicuas (fig. 8, M y N, b, c) (tabla 1); algunas placas de perforación compuestas de pocas (2-3), barras. Elementos de tubo criboso de diámetro reducido, placa cribosa simple y una célula anexa por elemento.

Belloa schultzii (Wedd.) Cabr., Compositae.

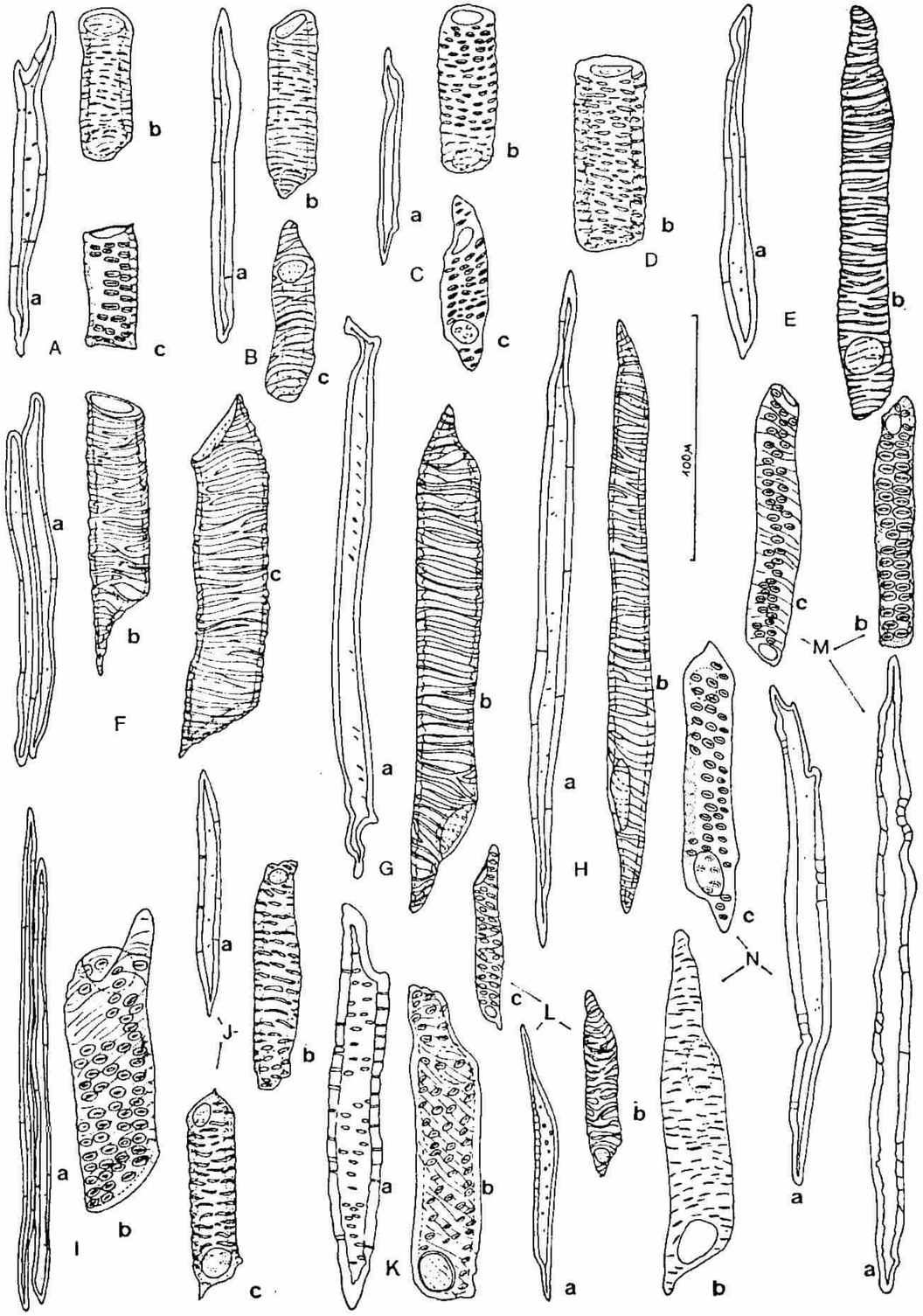
Vive entre 4.600-5.030 m s.m. en suelo arenoso, pedregoso (granito). Pequeños cojines entre los piedras o al pie de las rocas grandes.

Plantas vecinas: *Pycnophyllum molle, Oxalis exigua.*

Morfología

Cojines circulares, semiesféricos, llenos (fig. 1, A), de superficie blanda y suave, color gris-blancuzco de 3-6 cm de diámetro, de 1 a 3 cm de altura sobre el suelo. Ramificación simpodial densa. Ramas finas recubiertas en su parte inferior de hojas muertas y terminadas en rosetas foliares densas (Lám. 2, G; fig. 7, A, B). Hojas sésiles espatuliformes dispuestas en espiral, de 4-10 mm de longitud y 2-2,5 mm de ancho; bases foliares envainadoras, bordes enteros ciliados en su parte media e inferior (fig. 1, B; fig. 7, C), densa pubescencia plateada en la mitad distal, raleando hacia la base. Raíz principal ausente en ejemplares adultos, densa cabellera de raíces adventicias de 3-6 cm de largo, poco ramificadas y de diámetro pequeño y uniforme (Lám. 2, G).

FIG. 7. — *Belloa schultzii*: A, roseta foliar terminal, en vista lateral; B, roseta foliar en vista superior; C, vascularización de la hoja; D, pelo bicelular de la hoja; E, epidermis abx = adx con estomas sobreelevados; F-H, *Senecio humillimus*: F, roseta foliar terminal, en vista lateral; G, vascularización de la hoja; H, epidermis abx = adx; I-K, *S. algens*: I, vascularización de la hoja; J, porción de la hoja en corte transversal; K, porción de la raíz en corte transversal; bp, base de pelo; cs, canal secretor.



Anatomía

Hoja aspecto superficial: Epidermis de células pequeñas, de contorno algo sinuoso. Cutícula fina, lisa. Estomas (tabla 1) de tipo anomocítico en ambas caras, a igual nivel que las restantes células epidérmicas, hasta algo sobreelevados (fig. 7, E). Pelos simples, bicelulares (fig. 1, C): una célula basal corta, otra terminal muy larga y ondulada (fig. 7, D). Ambas células del pelo, muertas a la madurez. La cobertura pilífera formando un fieltro denso (Lám. 2, I) pero fácil de desprender por la rotura de los pelos a la altura de sus células basales. Se puede desprender las células apicales de los pelos raspando la epidermis con una hoja de afeitar y de este modo observar la epidermis (Lám. 2, H). Vascularización: 3 nervios uno principal y dos laterales que se ramifican en una red vascular densa (fig. 7, C) en ⅓ distal de la hoja, aréolas reducidas, con vénulas libres ramificadas. Tejido mecánico: algunas esclereidas cortas e irregulares acompañando a la red vascular. Cristales: drusas de Oxalato de Calcio.

Hoja en CT: Epidermis simple. Cutícula fina, estriada. Estomas algo sobreelevados (fig. 1, D), con repliegue de cutícula poco notable. Mesófilo casi céntrico en el extremo distal (fig. 1, E) más laxo en la porción media e incoloro en la base foliar. Hvs colaterales, numerosos, con vaina parenquimática y Hvs del nervio medio con algo de colénquima angular del lado abx. Cristales: drusas de Oxalato de Calcio. Contenidos celulares: gotas de aceites esenciales, solubles en xilol, en todas las células del mesófilo.

Tallo con estructura primaria en CT: Epidermis simple, parénquima cortical de células grandes. Endodermis con bandas de Caspary conspicuas. Hvs poco numerosos, en un ciclo. Médula de células de paredes finas.

Tallo con estructura secundaria en CT: De diámetro muy reducido. Súber precoz. Felógeno originándose en las primeras capas del parénquima cortical. Endodermis visible hasta con la estructura secundaria desarrollada. Cambium en un anillo completo. Xilema de porosidad difusa, elementos de diámetro pequeño, con escaso parénquima axial difuso y médula escasa (fig. 1, G).

Raíz con estructura primaria, triarca a (fig. 1, F) tetrarca. Rizodermis con numerosos pelos absorbentes. Exodermis presentando algunas bandas de Caspari. Parénquima cortical con células grandes, de paredes finas. Endodermis bien diferenciada.

FIG. 8. — Xilema: A, *Salicornia pulvinata*; B, *Pycnophyllum mucronatum*; C, *P. molle*; D, *Anthobryum triandrum*; E, *Azorella compacta*; F, *Oxalis exigua*; G, *Verbena minima*; H, *V. pygmaea*; I, *Werneria poposa*; J, *W. pseudogitata*; K, *W. aretioides*; L, *Belloa schultzii*; M, *Senecio algens*; N, *Senecio humillimus*; a, fibra; b, c, elemento vasal.

Raíz con estructura secundaria poco pronunciada. Súber ausente. Exodermis bien diferenciada y engrosada; restos de la rizodermis en el exterior del órgano. Corteza con algunas capas periféricas de colénquima. Endodermis con bandas de Caspary. Fibras protofloemáticas por fuera de la zona delgada del floema 2º. Cambium en anillo completo, de contorno sinuoso en CT. Masa central del XI con porosidad difusa.

Elementos de vaso (fig. 8, L) tanto en el tallo como en la raíz: cortos, de diámetro pequeño (tabla 1). Punteados con engrosamientos reticulados, todas las superficies internas verrucosas (Lám. 2, 7). Perforaciones simples, oblicuas a subterminales. Algunas traqueidas de extremos aguzados, más largas que los elementos vasales. Fibras cortas de paredes poco engrosadas. Elementos de tubo criboso: de diámetro y largo reducidos, placas cribosas, simples, casi horizontales y una célula anexa por elemento conductor.

DISCUSION

El estudio de la anatomía comparada de un grupo de plantas pertenecientes a una forma biológica particular tiene como objetivo natural mostrar las características comunes a esta forma.

Las observaciones en el terreno y en distintas épocas del año, realizados por la autora, permitieron establecer que las plantas en cojín de la Puna son todas de hojas perennes y permanecen activas durante las cuatro estaciones, contrariamente a los cojines del Pamir, descriptos por Sveshnikova (1954-72) que son caducifolios y pasan el invierno debajo de la nieve.

La morfología general externa de todo el grupo es bastante uniforme. La reducción de la superficie expuesta está dada por la compactación de las ramificaciones (Burström and Odnhoff, 1964) y el crecimiento muy lento de la parte epígea. Es una constante también la extrema disminución del tamaño de las hojas: las de mayor tamaño llegan a algo más de 1 cm de largo (*Werneria aretioides* y *Senecio olgens*), mientras que las hojas más pequeñas alcanzan apenas a 1-1,5 mm (*Pycnophyllum molle*).

La posición de las hojas con respecto al eje condiciona su estructura interna (Rauh, 1939). En gran parte de las especies estudiadas las hojas adoptan una posición casi vertical y estrechamente adpresa al tallo. Como ejemplos más extremos se pueden citar *Pycnophyllum molle* y *P. mucronatum*, cuyas hojas, diminutas y carenadas se disponen erectas e imbricadas alrededor del tallo formando cada una de ellas una pequeña cámara prácticamente aislada del medio exterior. En las hojas mencionadas los estomas se encuentran sólo del lado de estas microcámaras, o sea del lado adx. Las especies con rosetas foliares abiertas horizontalmente tienen hojas pubescentes (*Oxalis exigua, Belloa schultzii*) o glabras y brillantes

(*Azorella compacta*). El brillo es uno de los modos de evadir la radiación y sus efectos, según Neger (1913).

La porción subterránea de las plantas en zonas áridas sobrepasa, en general, en volumen a su parte epígea. Las raíces pueden ser pivotantes, largas, algo contráctiles y profusamente ramificadas, como se las ve en *Azorella, Verbena, Anthobryum, Salicornia* y *Oxalis*, estudiadas. La otra forma del sistema radicular es una masa de raíces adventicias cortas, poco ramificadas, de largo y diámetro uniforme; como se observa en los cojines de las especies de *Pycnophyllum* y *Werneria*, vistas.

La presencia de las raíces adventicias cortas, en una planta en cojín, sugiere la posibilidad de aprovechamiento por el cojín mismo de su relleno natural formado generalmente por las hojas muertas y tierra. El autosaprofitismo en los vegetales de ambientes áridos, donde la acumulación del humus es escasa, fue señalado ya por Zalenski (1948) y Killian et Lemée (1956).

Los caracteres observados se pueden agrupar en dos categorías:

I. Caracteres xeromorfos.
II. Caracteres aparentemente contrarios al habitat observado.

I. *Hoja*: La cutícula es de grosor variable, generalmente conspicua y puede ser estriada o lisa. Se observa la presencia de los pelos, siendo éstos muy densos en *Belloa schultzii*. Hay una buena protección del aparato estomático, en las hojas de tipo ericoide de *Anthobryum triandrum* y en las de *Werneria pseudodigitata* y *W. poposa*. En el primer caso los estomas se hallan concentrados en el profundo repliegue abaxial de la lámina foliar, en el segundo, se encuentran hundidos a mayor o menor profundidad con respecto al nivel general del resto de las células epidérmicas.

El mesófilo varía en su estructura a lo largo de las hojas pero si la comparación se establece entre los tercios distales de las mismas, se nota una tendencia hacia la estructura céntrica por un mayor desarrollo del clorénquima en empalizada. Hacia la parte media las hojas presentan en general una estructura dorsiventral, en sus dos variantes. Así en el caso de las rosetas foliares abiertas, el clorénquima en empalizada se dispone en forma habitual, del lado adaxial de las hojas (*Azorella compacta, Oxalis exigua, Belloa schultzii*); en cambio en las rosetas cilíndricas, como las de *Pycnophyllum molle, Salicornia pulvinata* o *Werneria poposa*, el clorénquima en empalizada se encuentra del lado abaxial, más expuesto a la luz. La red vascular disminuye su densidad a lo largo de las hojas desde el extremo distal hacia la base. Hay muchas terminaciones libres tanto en los bordes como en las aréolas, más o menos definidas (*Oxalis exigua*). La vascularización de la hoja de *Salicornia pulvinata* se caracteriza por presentar algunas ramas decurrentes

levemente ramificadas que bajan desde el tercio distal hacia la base de la hoja (Duval Jouve, 1868); Fahn and Arzee, 1955). La reducción extrema de la red vascular a un nervio medio cortamente ramificado se observa en las hojas de *Pycnophyllum molle*, un carácter semejante fue observado en algunas Compuestas andinas por Solbrig (1961).

Tallo y raíz: En todo el material estudiado se nota la ausencia de los radios. Según Barghorn (1941), se debe esto a una extrema especialización de las plantas en medios áridos y se expresa por la supresión parcial o total de las iniciales radiales del cambium. Posiblemente la reducción de las distancias en los ejes hace menos importante la intercomunicación radial de los tejidos conductores.

El cilindro vascular del eje de *Oxalis exigua*, *Azorella compacta* y las tres especies de *Werneria* vistas, se halla separado en haces de origen secundario. Una estructura semejante fue señalada por Fahn (1967) y observada anteriormente por la autora en otra planta en cojín (Ancibor, 1971). A su vez Obaton (1960) menciona la fragmentación del cilindro vascular, por proliferación de parénquima, como una característica de las lianas. El caso de las plantas en cojín con una estructura semejante hace pensar que la forma discontinua del cilindro vascular aumenta la plasticidad de los tallos y las raíces, facilitando las torsiones de los mismos, exigidas por las características del suelo.

La peridermis es muy precoz. Su origen puede ser al principio periférico, subepidérmico y posteriormente más profundo, en las capas internas del parénquima cortical (Ragonese, 1971). La aparición temprana del súber en el tallo, Douliot (1889) vincula con la iluminación intensa que soporta la planta. Las capas de súber constituyen en este caso una eficaz barrera contra el exceso de la radiación.

Los elementos de conducción de xilema y de floema observados, presentan una marcada reducción de sus medidas (tabla 1) y los elementos de vaso un engrosamiento terciario espiralado o reticulado. Este refuerzo de las paredes podría proporcionar a los mismos una mayor resistencia mecánica en el suelo rocoso y poco homogéneo, que somete al eje de la planta a bruscos cambios de posición.

Entre las estructuras secretoras es típica la presencia de las glándulas de sal en las plantas de ambientes salinos. Estas son comunes para un grupo de familias entre ellas Frankeniaceae. Así *Anthobryum triandrum*, presenta numerosas glándulas de sal en sus hojas (Helder, 1956; Ragonese, 1966).

II. El tejido mecánico, tan característico para las plantas xerófitas, es muy pobremente representado en todos los órganos del grupo estudiado. Sólo se observan algunas esclereidas en las hojas (Ragonese, 1966; Tölken, 1967) y pocas fibras en los ejes.

La cutícula es muy fina y los estomas sobreelevados (Aykin, 1953) en las hojas de *Belloa schultzii;* el control de la transpiración en este caso es dado por una densa cubierta pilífera.

El aumento de la superficie transpirante por medio de las papilas y de la epidermis vesiculosa se observan en especies de *Pycnophyllum*, *Anthobryum* y *Salicornia*, se contrarresta este fenómeno por la posición y la estructura de las hojas en los dos primeros y el exceso de agua en el suelo en el segundo caso.

En la corteza y la médula de la gran parte de los tallos y las raíces se nota la presencia de un aerénquima bien desarrollado. Este tejido sugiere una aereación insuficiente del suelo que puede producirse por la presencia excesiva del agua o por el congelamiento del suelo mismo.

Las plantas estudiadas presentan, como se ha visto más arriba, los caracteres xeromorfos, en el sentido que se da a este término en los trabajos de Volkens (1884), Shields (1950-51-54-61), Evenari (1949-53), Oppenheimer (1960) y otros. El xeromorfismo de los vegetales es causado por los factores ambientales externos, según el criterio clásico de fin del siglo pasado y el principio de éste, Bonnier (1895) y Webber (1936). Estos factores son por orden de importancia: el déficit de agua, la radiación intensa, las temperaturas bajas y los vientos fuertes. Hay que reconocer aquí que todos estos caracteres ambientales están bien representados en la zona estudiada. Los trabajos más recientes, entre los cuales se pueden citar los de Killian et Lemée (1956), Beadle (1966), Ferri (1961), Hedberg (1964), Lange de Morretes y Ferri (1975) y Small (1973), señalan que la pobreza extrema del suelo causa o intensifica el xeromorfismo de las plantas mucho más que las condiciones externas antes enumeradas.

Los datos recogidos en el lugar y luego procesados por B. Ruthsatz muestran en los suelos de la Puna un gran déficit de nutrientes orgánicos en general y del nitrógeno en particular. La insuficiencia del agua, en cambio, es menos importante en la determinación del tipo biológico de las plantas en cojín, puesto que éstas parecen elegir los lugares menos secos de la zona, como vegas, "tomas de agua" y bordes de los cursos de agua. La gran altura sobre el nivel del mar, hace que el agua presente y hasta abundante en el suelo, se mantenga congelada parte del tiempo, dificultando su absorción por las raíces y su conducción normal a través de la planta. Cuando durante el día, y por intensa radiación solar, se produce el descongelamiento, el agua se halla a menudo en exceso, y disminuye la aereación del suelo. La estructura interna de las plantas que viven en estas condiciones, muestra un aerénquima en los tallos y las raíces.

Un medio de vida muy particular se observa en los bordes de las salinas (Schmuelli, 1948). El suelo allí es muy húmedo, con casi

nula descomposición orgánica. Según la clasificación de Momaert-Billet (1971), las plantas en cojín de este habitat son: una típicamente halófita (*Salicornia pulvinata*), otra halo-gipsofita (*Anthobryum triandrum*).

Alrededor y debajo de las plantas mencionadas, en los estratos superficiales del suelo, se observan unas finas capas de color verde-negruzco de Cianoficeas, haloresistentes. Según el estudio inédito de la Dra. D. Halperin, se trata de un cultivo casi puro de *Anabaena sphaerica* (Bornet et Flahault). Los experimentos de cultivo llevados a cabo en la Cat. de Fisiología Vegetal de la Fac. de Ciencias Exactas y Naturales de Buenos Aires, demostraron que este alga es un fijador de nitrógeno atmosférico. La presencia de algas en los suelos pobres no es una novedad, y fue señalada ya en los trabajos de Göebel (1900-1905). La existencia de ese abono viviente ayudaría a explicar, aunque sólo en forma local, la supervivencia de la escasa vegetación en los bordes de las salinas de la Puna.

La radiación intensa, tanto en su espectro visible, como más particularmente hacia la porción azul y ultravioleta, causa una marcada inhibición del crecimiento por una compleja interacción hormonal (Levitt, 1972). A su vez la atmósfera, limpia de polvo y vapor de agua, característica de alta montaña, no puede servir de filtro protector contra las radiaciones. Por eso es muy común observar en las plantas de tipo alpino un porte reducido, hasta pulviniforme, y también una coloración rojiza de las hojas. Las antocíanos causantes de este color, se hallan en las células de la epidermis y el mesófilo, y absorben las radiaciones ultravioletas, constituyendo un filtro protector natural de las plantas. La presencia de antocíanos se vio en la gran mayoría de los cojines y más intensamente en las hojas de *Oxalis*, *Salicornia* y *Anthobryum* estudiados.

La temperatura es el factor que, facilita cuando es óptima o dificulta cuando es muy baja, el movimiento del agua a través de la planta. En las formas achaparradas se reducen las distancias a recorrer; la forma de vida favorece así el metabolismo general.

CONCLUSIONES

Cuando se estudian las plantas de las zonas áridas, se piensa en primer lugar en su capacidad de administrar la economía del agua, desde la absorción por las raíces hasta su salida a la atmósfera.

El mecanismo de control se vale, como se ha visto, de los medios más diversos y depende en gran medida de la estructura interna y externa del vegetal dado.

Como resultado de este estudio queda sin embargo, la impresión general que las plantas en cojín aquí analizadas están lejos de seguir un patrón común para su supervivencia, y hasta difícilmente

podrían servir como ejemplos de plantas xeromorfas propiamente dichas. Los caracteres observados son heterogéneos, y a veces llegan a contradecirse entre sí. Es además difícil de valorarlos correctamente en forma aislada. Parece claro que la forma biológica condiciona la supervivencia de estas plantas y se puede decir que el déficit de agua, como tal, tiene una incidencia secundaria en su vida. La pobreza del suelo es real pero difícil de evaluar a través de las estructuras internas. En cambio la luz, la temperatura y el viento pueden considerarse modeladores activos de la forma externa de estos vegetales y la influencia de estos factores se nota asimismo en las estructuras internas. El brillo de las superficies foliares, la pubescencia, la presencia de los antocíanos, la compactación del mesófilo, la reducción total de las superficies externas, las raíces contráctiles, entre otros, tienden a contrarrestar directa o indirectamente a los factores mencionados. Hay que tener presente que los cojines viven en su medio en forma eficiente y activa y esto significa que las posibilidades intrínsecas de estas plantas llevan por diversos caminos a todos sus procesos vitales a un saldo positivo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los doctores C. Metcalfe, D. Cutler, B. Ruthsatz por el intercambio de ideas sobre los caracteres anatómicos y ecológicos de las especies estudiadas. A los Ings. Agrs. J. J. Valla y O. Boelcke y a la Dra. H. Schwabe de Jürss por las oportunas observaciones y revisión del texto. A los doctores A. L. Cabrera, L. Constance, T. M. Pedersen, Ing. Agr. L. Giusti, Sra. N. T. de Burkart, Prof. M. Múlgura de Romero y Dra. D. Halperin por la determinación del material. Asimismo, agradezco a los señores Curadores de Herbarios del Instituto de Botánica "Darwinión", Facultad de Ciencias Naturales y Museo La Plata y Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía de Buenos Aires por el material de herbario proporcionado asimismo a la Compañía Minera "El Aguilar" por la ayuda prestada en el lugar de trabajo.

BIBLIOGRAFIA

ANCIBOR, E., 1971. Estudio anatómico y morfológico de una Crucífera andina en cojín *Lithodraba mendocinensis*. *Darwiniana*, 16(3-4):519-61.

AYKIN, S., 1953. Hydromorphic stomata in xeromorphic plants. *Rev. Fac. Scie. de l'Univ. d'Istambul*, Serie B T XVIII Fasc. 18(1):75-90.

* BALFOUR, E., 1965. Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nyctaginaceae and Amaranthaceae. *Phytomorphology*, 15:111-112.

BARGHORN, Jr. et S., 1941. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotiledons. III. The elimination of rays. *Bull. of the Torr. Bot. Club*, 68(5):317-325.

BEADLE, N. C. W., 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology*, 47:992-1.007.

BONNIER, G., 1895. Recherches experimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. des Scie. Nat.*, 7eme. serie T. XX:217.

BOODLE, L. A., 1916. A method of macerating fibres. *Kew. Bull. of Misc. Inf.*, 4:108-110.

BÖCHER, T. W. & O. B. LYSHEDE, 1972. Anatomical studies in xerophytic apophyllous plants. II. Additional species from South American shrub steppes. *Biol. Skr., Danske Vid. Selsk.*, 18(4):1-137.

BURSTRÖN, H. G. and ODHNOFF, C., 1964. Vegetative Anatomy of Plants. *Alb. Bonn. Botryck. Stockholm.*, 103-112.

CABRERA, A. L., 1957. La vegetación de la Puna Argentina. *Rev. de Invest. Agr.*, 11:317-412.

— 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 1:1-42.

* CAROLIN, R. C., S. W. L. JACOBS and M. VESK, 1975. Leaf structure in Chenopodiaceae. *Bot. Jahrb.*, 95(2):226-255. Sturtgatt.

DOULIOT, H., 1889. Recherches sur le périderme. *Ann. Sci. Nat.*, 7eme. serie, 10:325-395.

DUVAL JOUVE, J., 1868. Des *Salicornia* de l'Hérault. *Bull. Soc. Bot. France*, 15: 132-140.

EVENARI, M., 1948. Ecología de las plantas del desierto. *Rev. Arg. Agr.*, 16(3): 121-148.

— 1953. The wather balance of plants in desert conditions. Jerus. Intern. Symp. on Desert Research, apec. publ. Nº 2 of the Research Counc. of Israel.

FAHN, A., 1967. Some anatomical adaptations of desert plants. *Phytomor.*, 14: 93-102.

— & T. ARZEE, 1959. Vascularisation of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. *Amer. J. Bot.*, 46:330-338.

FERRI, M. G., 1961. Problems of water relations of some brazilian vegetation types with special consideration of the concepts of xeromorphy and xerophytism. Arid. Zone Research XVI UNESCO: 191-197.

FONT QUER, P., 1953. Diccionario de Botánica. Edit. Labor.

* FRON, G., 1899. Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chenopodiacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, serie 8(9):157-240.

GÖEBEL, K., 1900-1905. Organography of plants specialy of the Archegoniata and Spermatophyta. Part. II. Oxford Claredon Press.

HAURI, E., 1917. Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen. *Beih. Bot. Zbl.*, 33(1):275-293.

HAURI, H. und E. SCHRÓTTER, 1914. Versuch einer Uebersicht der Angiospermen. Polsterpflanzen. *Engl. Bot. Jahrb.*, 50 Supl.

HEDBERG, O., 1964. Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytografica.* Suecia, 49, Upsala.

HEILBORN, O., 1925. Contributions to the ecology of the Ecuadorian Paramos with special reference to cushion plants and osmotic pressure. *Svensk. Bot. Tidks.*, 19:153-170.

HELDER, R. J., 1956. The loss of substances by cells and tissues. *Handb. der Pflanzenphys.*, 2:468-488.

KILLIAN, CH. et. LEMÉE, G., 1956. Les xerophytes leur économie d'eau. *Encycl. of Plant. Phys.*, VIII:787-819. Springer Verlag, Berlin.

KULTIASOV, J. M., 1962. Ecologico-morphological features of Central Asiatic pulvinate sainfoins. *Bot. Zhur.*, 47(5):645-657.

LANGE DE MORRETES, B., GUIMARAES FERRI, M., 1972. Contribuiçao ao conhocimiento da anatomia de folhas de plantas de una "caatinga" do Rio Negro (Amasonas). *Rev. Biol.*, 8(1-4):97-122.

LEVITT, J., 1972. Responses of plants to enviromental stresses. Academic Press. New York, London.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. Anatomy of Dycothyledons. Oxford Claredon Press.

MOMAERTS-BILLIET, F., 1971. Note sur l'écomorphologie foliaire de quelques plantes gypsicoles d'Espagne. *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*, 104:17-27.

NEGER, F. W., 1913. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Bionomie, Stuttgart.

OBATON, M., 1960. Les lianes ligneuses á structure anormale des forêts denses d' Afrique Occidentale. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, serie 12, I:1-220.

OPPENHEIMER, H. R., 1951. Summer drought and water balance of plants growing in the Near East. *J. Ecology*, 39, Nº 4.

* PATEL RAJNI, N., 1974. Wood anatomy of the Dicotyledons Indigenous to New Zealand. 5. Verbenaceae. *New Zealand J. of Bot.*, 12:33-44.

PHILIPOTT, J., 1961. Foliar anatomy of woody plants of the Colorado Desert in California. *Abst. Amer. J. Bot.*, 48:536.

RAGONESE, A. M., 1966. Anatomía de las Frankeniaceas argentinas. *Darw.*, 14:95-129.

— 1971. Origen del súber en los tallos de *Anthobryum triandrum. Darwiniana*, 16:511-518.

RAUH, W., 1939. Über posterförmigen Wuchs. *Nova Acta Leopold.* II., 7: 266-508.

RAUNKIAER, C., 1934. The life-forms of plants and Staitstical plant Geography, Oxford.

RUTHSATZ, B., 1974. Los arbustos de las estepas andinas del NO argentino y su uso actual. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 16:27-45.

— 1978. Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del NO argentino. Darwiniana, 21(2-4):491-539.

— y MOVIA, C., 1975. Relevamiento de las estepas andinas del NO de la provincia de Jujuy, Rep. Argentina, FECIC.

SEDDON, G., 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. J. of the Linn. Soc.*, 6(1):65-87.

SHIELDS, L. M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.*, 16:399-447.

— 1951. Leaf xeromorphy in Dicot. species from a gypsum sand deposit. *Amer. J. Bot.*, 38(3):175-190.

— 1961. Morphology in relations to xerophytism. New Mexico Highlands Univ. Bull., 15-23. Las Vegas.

SHIELDS, L. M. & W. K. MAGNUS, 1954. Leaf nitrogen in relation to structure of leaves growing in gypsum sand. *Phytomor.*, 4:27-38.

SHMUELLI, E., 1948. The water balance of some plants of Dead Sea salinas. *Palest. J. Bot.*, vol. IV(3).

SMALL, E., 1973. Currents topics. Xeromorphy in plants as a possible basis for migration between arid and nutritionally deficient enviromments. *Bot. Notiser*, 126(4):534-539.

SOLBRIG, O. T., 1961. Leaf and modal anatomy of some andean Compositae: *Astereae Journ. Arnold. Arb.*, 42(3):276-294.

SOLEREDER, H., 1885. Systematic anatomy of the Dicotyledons. Oxford Claredon Press.

STANIUKOVICH, K., 1948. Alpine cushion plants as an unusual type of high mountainous vegetation. *I. Priroda*, 37(2):57-60.

STOCKER, O., 1960. Physiological and morphological changes in plants due to water deficency. Arid Zone Research 15 (XV) UNESCO: 63-104.

STRITTMATTER, C. G. D., 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 15(1):126-129.

SVESHNIKOVA, V. M., 1956 a. The study of the water regime of plants of the East Pamir. *Bot. Zhur.*, 41(8).

TÖLKEN, H. R., 1967. The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* (Chenopod.) in southern Africa. *Bothalia*, 9:255-307.

VOLKENS, G., 1887. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grund anatomisch-physiologischer Forsuchungen dargestellt. Berlin, Bornträger, 156 páginas.

WEBBER, J. E., 1936. The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California. *Amer. J. Bot.*, 23:181-188.

ZALENSKI, O. V., 1948. Temperature and water conditions of cushion plants. *Bot. Zhur.*, SSSR., 33:571-581.

NOTA: Los trabajos marcados con el * fueron consultados pero no están mencionados en el texto.